АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

2

ФЕВРАЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966 ЛЕНИНГРАД

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ · ТОМ 51 (1966) № 2

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Почетный президент Всесоюзного ботанического общества акад. *В. Н. Сукачев*, *Е. Г. Бобров*, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, действ. член ВАСХНИЛ *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *М. М. Ильин*, *Л. В. Кудряшев*, *М. В. Культиасов*, чл.-корр. АН СССР *В. Ф. Купревич* (главный редактор), чл.-корр. АН СССР *Е. М. Лавренко*, *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *С. Я. Соколов*, чл.-корр. АН СССР *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, чл.-корр. АН АрмССР *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров* (зам. главного редактора), *А. И. Толмачев*, действ. член АН БССР *Н. В. Турбин*, *С. Н. Тюремнов*, *Ан. А. Федоров*, *А. А. Юнатов*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

Honorary president of the Botanical Society of the U.S.S.R. acad. *V. N. Sukachev*, *E. G. Bobrov*, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *M. M. Iljin*, *L. V. Kudryashov*, *M. V. Kultiasov*, *V. F. Kuprevicz* (Editor-in-Chief), *E. M. Lavrenko*, *D. V. Lebedev*, *G. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov* (Associate Editor), *S. N. Tiuremnov*, *A. I. Tolmachev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *A. A. Yunatov*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»

БИБЛИОТЕКА
кафедры
ГЕОБОТАНИКИ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

УДК 582.28 : 581.526.35+634.948

В. Я. Частухин

МАКРОМИЦЕТЫ И ИХ РОЛЬ В ДИНАМИКЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИ ОСУШЕНИИ

1. МАКРОМИЦЕТЫ

С 7 рисунками

(Получено 2 IV 1965)

Основной вопрос, который возникает у каждого биолога, изучающего природу того или иного района, — каково же направление тех процессов, которые развиваются на данной территории.

Так, еще работами Докучаева и его учеников было доказано, что на юге основное направление процессов, развивающихся там вследствие деятельности человека, шло в сторону дессукции или, как определял Сибирцев, в сторону перехода от степей к зоне пустынь и полупустынь. В настоящее время направление этих процессов изменяется в связи с проводимыми работами по искусственному орошению, с запрудой рек и т. д., но общая тенденция сохраняется. На северо-западе картина обратная. Эта область находится в зоне интенсивного торфонакопления. Так, около 40% площади всей Ленинградской области приходится на долю болот и заболоченных лесов.

Процессы торфонакопления на образовавшихся ранее торфяниках продолжаются и сейчас, а местами имеет место наступление болот на окружающие суходолы. а также образование новых заболоченных пространств, особенно в зонах подтопления вблизи водохранилищ. Однако при изучении факторов, обусловливающих образование сфагновых болот мало уделяется внимания деятельности низших организмов.

Мы поставили своей целью проследить за динамикой микофлоры и ее ролью при образовании и разложении торфа в различных экологических условиях. В настоящей статье излагаются наблюдения по макромицетам верховых болот и заболоченных лесов.

Базидиомицеты являются наиболее активными агентами минерализации сложных лигно-целлюлозных соединений, составляющих основную массу растительных остатков в природе.

Из наших работ, посвященных лиственным лесам, можно видеть, что в лабораторных условиях в опытах с периодическим промыванием получается разложение опада почти на 80% под воздействием чистых культур подстилочных макрофитов из родов *Collybia*, *Marasmius* и др., в то время как микроскопические грибы давали не более 30% (Частухин и Николаевская, 1953). В связи с этим в данном исследовании, как и в более ранних наших работах, мы начали свои наблюдения именно с этой группы грибов, использовав уже разработанную методику.

Методика исследований

Сперва проводится общее обследование микофлоры изучаемой растительной ассоциации, затем на базе такого обследования закладываются в наиболее характерных местах учетные площадки, где фиксируется распределение пятен мицелия отдельных видов грибов по плодовым телам. Расположение пятен мицелия обозначается на картограммах рисунками плодовых тел грибов, отмечаются также колоды и пни; контуры же, обозначенные пунктиром, характеризуют состав подстилки. Такие учетные площадки дают представление о густоте распространения грибного мицелия по площади, а также в какой-то мере о связи грибов с субстратом.

Несмотря на то что торфяники занимают в СССР обширные пространства, флорой макромицетов в этих своеобразных условиях занимались у нас мало. Отдельные указания на нахождение шляпочных грибов среди сфагновых мхов можно найти у Б. П. Василькова (1955). Из зарубежной литературы наиболее существенными являются работы Конрада и Фавра (Konrad et Favre, 1935; Favre 1936, 1937, 1948), посвященные торфяникам юры, затем исследования Ланге (Lange, 1948—1949) в Дании, Крейзеля (Kreisel, 1953—1954) в восточном Мекленбурге и, наконец, Уокера и Дрепера (Walker a. Draper, 1963) в северной Англии.

Эти наблюдения очень интересны, однако надо иметь в виду, что исследованные авторами болота Западной Европы сильно отличаются от наших верховых торфяников. Так, например, детально изученный Ланге «Maglemose» представляет из себя небольшой торфяник размером 16 га, сильно облесенный, где имеющиеся открытые пространства зарастают постепенно березой. В обследованных Крейзелем, Конрадом и Фавром болотах приводится много видов грибов, связанных с березой, что также нетипично для наших верховых торфяников, где большей частью встречается сосна, да и то рост ее угнетен. Наличием разнообразных древесных пород обусловливается, естественно, и изобилие видов грибов, обнаруженных этими авторами.

В настоящей работе приводятся материалы по заболоченным территориям Северо-Запада (Ленинградская обл.), где верховые болота занимают большие пространства и имеют мощный слой торфа, достигающий 7 м и более глубины.

Наши основные наблюдения были сосредоточены на территории Сиверского лесхоза (Онцево), где Ленинградским институтом лесного хозяйства ведутся многолетние работы по лесокультурам, лесоосушительной мелиорации и почвенно-химические исследования. Кроме того, обследовались и другие торфяники, в том числе некоторые верховые болота Карельского перешейка (ст. Комарово и ст. Рощино), а также торфяник, прилегающий к ст. Шувалово под Ленинградом. Все эти болота являются типичными верховиками с характерной для них растительностью. Моховой покров образован главным образом сфагновыми мхами — *Sphagnum magellanicum*, *Sph. fuscum*, *Sph. angustifolium*. В травяно-кустарничковом ярусе — подбел, вереск, клюква, морошка, пушица. Единично встречается сосна. Глубина торфа 2—3 м. Шуваловский торфяник занимает площадь около 930 га, при средней глубине торфа равной 3 м. С 1918 г. этот торфяник энергично разрабатывается и естественная растительность почти не сохранилась.

Микофлора болот

Микофлора более увлажненной безлесной части верховых болот на первый взгляд очень бедна. Однако при детальном обследовании можно установить определенную специфичность в заселении ее базидиомицетами.

Грибами, тесно связанными со сфагновыми мхами, надо считать *Galerina sphagnorum* и *Psilocybe uda*. Хотя количество карпофоров этих видов не превышало обычно 1—2 на кв. м, но встречаются они повсеместно. Видами, связанными с сосной, только изредка встречающимися в центральной части болота, являются обнаруженные здесь *Dermocybe cinnamomea* и *D. sanguinea* (Онцево, Комарово). Большое значение в развитии микофлоры открытого болота имеет осушение. Вдоль осушительных канав картина заметно меняется. Прежде всего следует отметить энергичное развитие на выбросах торфа обычных торфяных грибов *Galerina sphagnorum* и *Psilocybe uda*, чему способствует, по-видимому, улучшение аэрации (рис. 1, 2, 5).

Усиленное развитие этих видов на торфе свидетельствует о том, что они не связаны с корнями сосны. На выбросах торфа из более глубоких слоев эти виды, между прочим, не развиваются. Интересно отметить, что вдоль тропинок, проходящих через центр болота, при известном уплотнении торфа также наблюдается обильный рост *Galerina sphagnorum* и *Psilocybe uda*. Вдоль дренажных канав наиболее отчетливо выявляются изменения почвенно-грунтовых условий и водно-воздушного режима. Изменение этих условий благоприятно сказывается и на росте сосны. С этим связано появление ряда видов микоризных грибов. Здесь можно

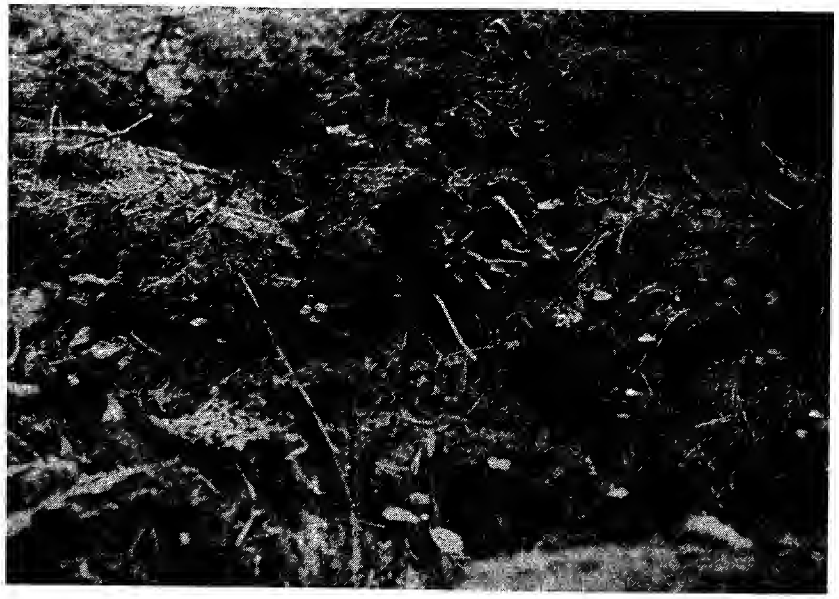


Рис. 1. *Galerina sphagnorum* на выбросах торфа.

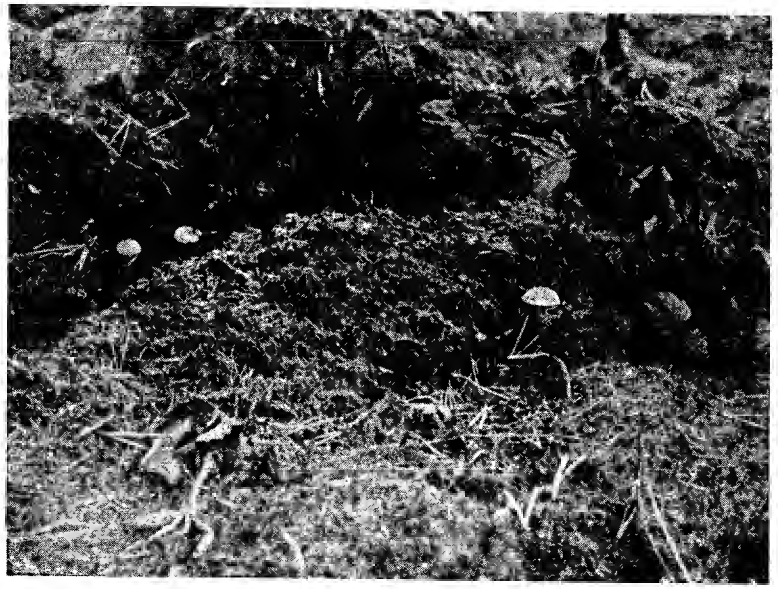


Рис. 2. *Psilocybe uda* на выбросах торфа.

наблюдать *Lactarius rufus* (рис. 3), нередко также встречаются *Paxillus involutus* (рис. 4), *Ixocomus variegatus*, *Cortinarius collinitus*. *Russula emetica*, *R. decolorans*.

На разрабатываемых участках Шуваловского торфяника, где очес уже снят, также были обнаружены *P. uda*, *G. hypnorum* — виды, которые можно причислить к сапрофитам, развивающимся на торфе. Около канав иногда попадаются *Paxillus involutus*, *Entoloma nidorosum*.

В Шуваловском торфянике, в течение многих лет разрабатывающемся, ведется массовая заготовка торфоминеральных удобрений. К торфу добавляются суперфосфат, калийные соли и аммиачная вода. В таком виде торф компостируется в больших буртах, называемых здесь караванами. У основания ряда караванов можно было обнаружить развитие *Collybia atrata*. Этот же вид рассеяно встречался у канав, куда попадают вносимые в торф удобрения.

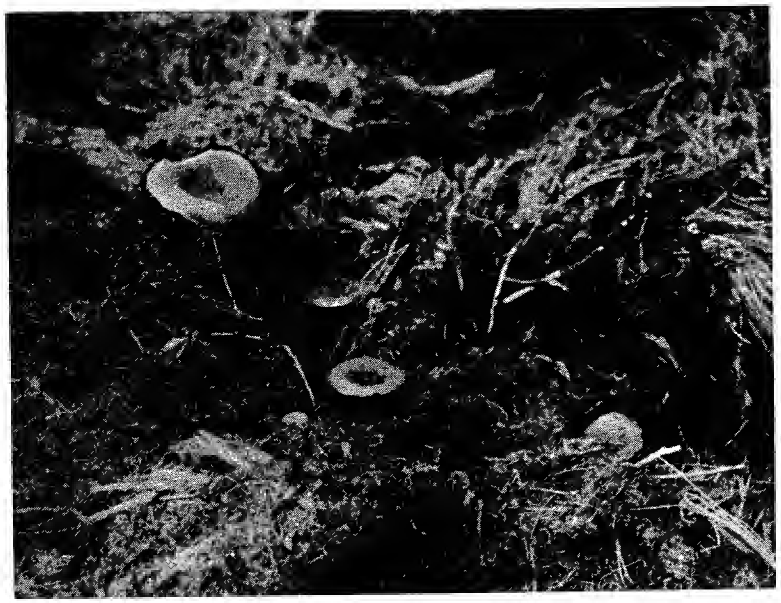


Рис. 3. *Lactarius rufus* у дренажной канавы.

Все перечисленные выше грибы очень характерны для открытых пространств верховых болот. Как Ланге, так и Крейзель отмечают в своих работах бедность микофлоры открытых участков верховых болот и ее специфичность. К числу наиболее характерных грибов они относят *Collybia leucomyosotis*, *Galerina sphagnorum*, *Mycena galopoda*, *Psilocybe uda*. Некоторые приводимые ими виды, как например *Marasmius androsaceus* и *Mycena epipterigia*, правильнее будет, как мы увидим из дальнейшего, отнести к облесенным окраинам болот.

Переходя теперь к микофлоре болотных окраин, которые можно рассматривать как переход от верхового болота к заболоченному лесу, следует отметить, что создающиеся здесь экологические условия отличаются от условий центральной части болота. Благодаря улучшению почвенного режима рост сосны усиливается — она менее угнетена, чем в центре болота. В подстилке преобладают сфагновые мхи, к ним прибавляются, хотя и в небольшом количестве, зеленые мхи, а также хвойный опад.

Приведенный ниже список (табл. 1) дает представление о видовом составе грибов, развивающихся в этих условиях. По сравнению с безлесной частью болота, микофлора здесь богаче. В первую очередь увеличивается состав микоризных форм, связанных с сосной.

В условиях торфяных болот и заболоченных лесов микоризные грибы имеют особое значение, вследствие специфики почвенного питания растений, характеризующегося обилием органического вещества, трудно усвояемого корнями. На это обстоятельство указывает, между прочим, А. П. Шенников (1964).

Приведенные в таблице виды распространены неравномерно. Так, из рода *Amanita* можно было только изредка обнаружить *A. vaginata*, другие же роды представлены большим количеством видов. Остановимся на важнейших.

Рис. 4. *Paxillus involutus* у дренажной канавы.

Ixocomus. По окраинам болот и в особенности вдоль осушительных канав чаще всего встречался *I. variegatus*. Вид этот вообще является характерным для сосновых боров. Мы находили его главным образом в сравнительно молодых сосновых насаждениях и песчаных борах с моховым покровом, где он встречается в больших количествах. Два других вида, *I. flavidus* и *I. bovinus* встречались в торфяниках гораздо реже, главным образом по окраинам болот.

Paxillus. Найденный нами на болотах *P. involutus* (рис. 5) интересен в том отношении, что развивается под различными древесными породами, причем в чрезвычайно разнообразных экологических условиях. Мы находили его среди ельников сфагновых, сложных, приручьевых, во временном березовом типе, в борах сфагновых и борах сложных — с липой и с елью. *P. involutus* связан не только с хвойными породами. Он встречался нам в дубравах различных типов и даже на черноземе в лесных полосах, в значительном удалении от деревьев (Частухин и Николаевская, 1953). Таким образом, *P. involutus* является весьма пластичным видом, приспособляющимся к разнообразным условиям. Присутствие его в торфяниках не случайно. Это подтверждается интересными опытами Мозера (1963), показавшего, что при культуре ряда микоризных грибов на питательных средах с торфяной крошкой, *P. involutus*, в отличие от других культивируемых видов, особенно хорошо развивался на этой среде.

Russula. Относятся к числу широко распространенных в наших лесах грибов. Они проникают и на торфяные болота, развиваясь обычно вдоль осушительных канав, а также в облесенной части болот, но в небольших количествах. Чаще других встречались *R. decolorans*, *R. rosea*,

ТАБЛИЦА 1

Макромицеты окраины болота (Онцево, Сиверский лесхоз)

Виды	Экологическая группа
Amanita vaginata (Fr.) Vitt.	Микоризный.
Collybia chariolorum (Fr.) Quel.	Подстилочный сапрофит.
Cortinarius armillatus (Fr.) Fr.	Микоризный.
Dermocybe cinnamomea (Fr.) Wünsche	»
D. sanguinea (Fr.) Wünsche	»
Entoloma nidorosum (Fr.) Quel.	»
Galerina sphagnorum (Fr.) Kühn.	Подстилочный сапрофит.
Inoloma pholideum Fr.	Микоризный.
Ixocomus bovinus (Fr.) Quel.	»
I. flavidus (Fr.) Quel.	»
I. variegatus (Fr.) Quel.	»
Laccaria laccata (Fr.) Cooke	Подстилочный сапрофит.
Lactarius glyciosmus (Fr.) Fr.	Микоризный.
L. helvus (Fr.) Fr.	»
L. rufus (Fr.) Fr.	»
L. turpis (Weinm.) Fr.	»
Marasmius androsaceus (Fr.) Fr.	Подстилочный сапрофит.
Mycena polygramma (Fr.) S. F. Gray	Ксилофаг.
Omphalia umbelliphera (Fr.) Kumm.	Подстилочный сапрофит.
Paxillus involutus (Fr.) Fr.	Микоризный.
Pholiota myosotis (Fr.) Sing.	Подстилочный сапрофит.
Psilocybe uda (Fr.) Gill.	» »
Rozites caperatus (Fr.) Karst.	Микоризный.
Russula alutacea (Fr.) Fr.	»
R. decolorans (Fr.) Fr.	»
R. foetens (Fr.) Fr.	»
R. rosea Quel.	»
R. emetica (Fr.) S. F. Gray	»

R. emetica, реже *R. alutacea*. Конрад и Фавр (1935), причисляют *R. emetica* к наиболее распространенным на болотах юры видам *Russula*, *R. decolorans* встречалась им реже. Крейзель (1953, 1954) указывает на *R. decolorans* как на вид, характерный для переходного типа заболоченных лесов. В списках *Russula*, отмеченных этими авторами, упоминается также ряд видов, связанных с березой. На исследованных нами торфяниках березы очень редки и здесь только один раз (по краю Комаровского болота) была найдена *R. foetens*.

Lactarius. Наиболее характерным для исследованных торфяников является *L. rufus* (рис. 3). Вид этот развивается повсеместно в сфагновых болотах среди сосен и в особенности обильно у осушительных канав, образуя большие группы. *L. rufus* интересен тем, что является обитателем весьма разнообразных типов сосновых боров. Мы находили его в массовых количествах в молодых сосновых насаждениях на песчаной почве с подстилкой из чисто сосновой хвои, а также во влажных борах с елью, т. е. в совершенно различных условиях. Таким образом, *L. rufus* следует отнести к микоризным грибам, развивающимся в очень широком диапазоне. Его рост не лимитируется ни повышенной кислотностью почвы, ни избыточной увлажненностью. При наличии сосны этот вид может хорошо развиваться в таких совершенно различных условиях, как торфяные болота и сухие сосновые боры. Значительно реже встречаются другие виды *Lactarius*, например *L. helvus*, хорошо знакомый микологам благодаря сильному запаху плодовых тел, при высыхании. Этот вид встречается около осушительных канав, по окраинам болота и также связан с сосной, встречался нами в различных типах сосновых боров, но массовых плодоношений нигде не образует. Из видов, связанных с березой, можно отметить *L. turpis*, найденный только однажды.

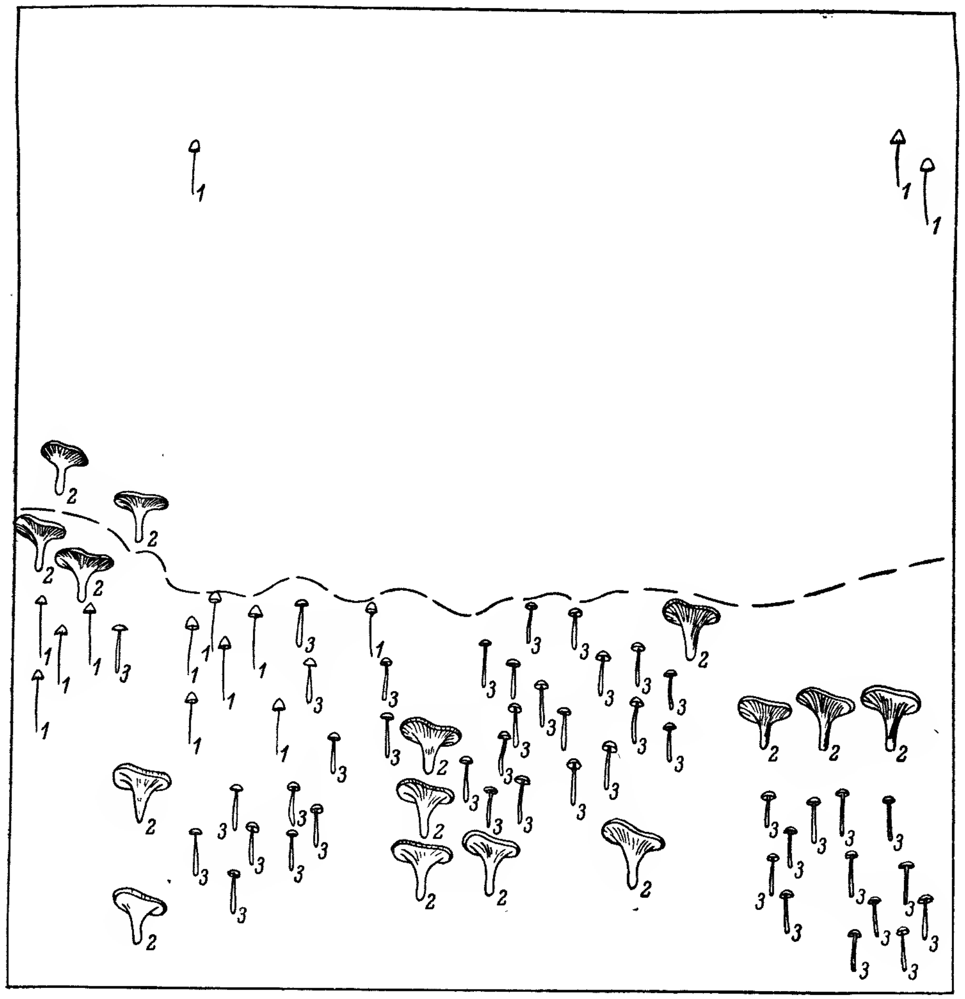


Рис 5. Схема размещения типичных «торфяных» грибов на выбросах торфа (ниже прерывистой линии — выбросы торфа). 20 августа; сторона квадрата 5 м.

1 — *Galerina sphagnorum*, 2 — *Paxillus involutus*, 3 — *Psilocybe uda*.

Dermocybe. Среди микоризных грибов представители рода *Dermocybe* занимают на торфяниках особое место. Мы уже отмечали нахождение *D. sanguinea* и *D. cinnamomea* в Онцево, в центральной части Ширского болота в присутствии редких сосенок. В приканавных полосах эти грибы развиваются особенно обильно, а также весьма обычны по окраинам болота; обнаруживаются они и в других типах леса, мы находили их в сложных борах, в молодых сосновых насаждениях, однако нигде они в таком количестве не развивались, как в сильно заболоченных сосняках. Крейзель также отмечает постоянное присутствие этих видов на обследованных им болотах. Таким образом, *D. sanguinea* и *D. cinnamomea* следует отнести в значительной степени к специфическим болотным видам, что связано, по-видимому, с их ацидофильностью и способностью переносить повышенное содержание влаги в почве.

Интересно отметить нахождение *Inoloma pholideum*, обнаруженного на окраине Ширского болота.

Помимо микоризных грибов, здесь изредка встречаются мелкие базидиомицеты, приуроченные к хвойному опаду, — *Marasmius androsaceus*, *Mycena galopoda* и некоторые другие. Рассеянно по краю болот встречается *Laccaria laccata*. Наконец, как и в безлесной части здесь можно обнаружить *Galerina sphagnorum* и *Psilocybe uda*, т. е. виды, связанные с сфагновыми мхами. Изредка попадались *Omphalia umbellifera*, *Pholiota myosotis*. Из грибов с сравнительно крупными плодовыми телами надо отметить *Entoloma nidorosum*. Этот гриб интересен тем, что встречался нами как среди мхов по окраинам болот, так и на разрабатываемых участках Шуваловского торфяника, где деревья отсутствуют. Представители рода *Entoloma* относятся обычно к микоризообразователям. Развитие плодовых тел *E. nidorosum* в отсутствии древесной растительности говорит о том, что для этого вида не обязательно наличие деревьев. Интересной находкой следует считать массовое развитие *Collybia atrata* на Шуваловском торфянике вблизи караванов с ТМАУ. *C. atrata* относят обычно к видам, селящимся на пожарищах. В таких местах она образует характерные скопления-гнезда плодовых тел темно-коричневого цвета. По-видимому, *C. atrata* нуждается в избытке зольных элементов, которые этот вид находит, поселяясь на пожарищах. Развитие *C. atrata* вблизи торфо-минеральных компостов свидетельствует об особой чувствительности этого вида к обильному минеральному питанию.

Динамика макромицетов в заболоченных сосняках при их осушении

Осушительная мелиорация имеет очень большое значение в повышении производительности заболоченных территорий. Положительный эффект достигается в основном снижением грунтовых вод, что приводит к улучшению водно-воздушного, питательного и теплового режимов почв. Не касаясь деталей вопроса, освещенного в специальной литературе, надо отметить, что благотворное влияние лесомелиорации обычно приписывается изменению ряда физико-химических факторов. Однако не только в этом дело. Было доказано (Елпатьевский, 1957, 1961), что наилучшие результаты дает осушение избыточно увлажненных площадей с отложениями торфа, имеющими достаточную глубину (0.5 м). Осушение же площадей с минеральными почвами без торфяного горизонта дает меньший эффект. Очевидно, биологические процессы, происходящие в торфяном слое при изменении водно-воздушного режима, имеют сами по себе большое значение. Можно предположить, что в результате осушительных работ активизируется не только рост корней, но и сильно стимулируется развитие всего комплекса микроорганизмов, осуществляющих распад торфяного слоя, что приводит к обогащению почвы питательными веществами, доступными корням растений. О динамике микофлоры в таких условиях мы знаем еще очень мало, в особенности это относится к базидиальным грибам.

Для исследования этого вопроса нами были заложены две специальные учетные площадки в Онцевском опытном лесничестве, где под руководством проф. М. П. Елпатьевского ведутся обширные работы по лесоосушению. Приведем здесь результаты обследования двух площадок. Одна из них была разбита в сосняке кустарничково-сфагновом, где осушение не проводилось, и служила контролем, другая же — в сосняке долгомошно-черничном. Осушительные работы были здесь начаты в 1928—1929 гг. с помощью открытых канав. Расстояние между осушителями 190 м, глубина канавы 0.6 м. Наблюдения за этими площадками были сделаны Э. Л. Нездойминого.

Сосняк кустарничково-сфагновый (контроль). Учетная площадка расположена в сильно заболоченном сосняке вблизи участков, подвергшихся осушению, так что в известной мере она может служить эталоном при изучении микофлоры, развившейся затем после проведения осушительных канав.

Общий рельеф участка равнинный, микрорельеф слабо выражен, встречаются небольшие кочки. Почва торфянистая, на супеси. Мощность торфяного горизонта 50—60 см. Состав древостоя: сосна V бонитета в возрасте 40 лет, полнота 0.5. Напочвенный покров состоит из сплошного ковра сфагновых мхов, преобладают *Sphagnum girgensohnii* (контур *I*), *Sph. magellanicum* (контур *IV*), кое-где имеется небольшая примесь *Polytrichum strictum* и *Aulacomnium palustre* (контур *III*), кое-где встречается также *Cladonia* (рис. 6). Помимо мхов, на площадке присутствуют типичные для заболоченных участков мелкие кустарнички (контур *II*). Как видно из списка (табл. 2) и рис. 6, микофлора здесь весьма бедна. За время наблюдений, проводившихся с начала августа до конца сентября, на площадке выявлено всего 17 видов грибов, из них 8 относятся к группе подстилочных сапрофитов, а 6 — к микоризным. Видовой состав микоризных грибов здесь очень сходен с микоризными грибами окраины болота. Такие виды, как *Paxillus involutus*, *Lactarius helvus*, *Russula emetica*, как уже отмечалось, обычно встречаются по окраинам болота или вдоль осушительных канав. К подстилочным сапрофитам относятся *Marasmius androsaceus*, виды *Inocybe*, *Clitocybe dicolor*, *Galerina sphagnorum* и др.

Из рис. 7 видно, что на учетной площадке грибы развиваются в весьма ограниченном количестве. Настоящей лесной подстилки здесь еще нет, опавшие хвоинки зависают среди сфагновых мхов, не образуя сплошного покрова. Поэтому даже такой обычный на хвойной подстилке вид, как *Marasmius androsaceus* представлен единичными рассеянными плодоношениями. Из дереворазрушающих грибов найдена только *Mycena polygramma*. Это понятно, так как древесный опад здесь быстро затягивается сплошным покровом мхов и таким образом создаются неблагоприятные условия для развития дереворазрушающих грибов. Интересно еще отметить при-

ТАБЛИЦА 2

Микофлора сосняка кустарничково-сфагнового

Виды	Время нахождения		Экологическая группа
		сентябрь	
Clitocybe dicolor (Pers.) J. Lange	—	+	Подстилочный сапрофит.
Collybia tuberosa (Fr.) Kumm.	+	—	На плодовых телах грибов.
C. cirrhata (Fr.) Kumm.	—	+	То же.
Dermocybe sanguinea (Fr.) Wünsche	—	+	Микоризный.
Galerina sphagnorum (Fr.) Kühn.	—	+	Подстилочный сапрофит.
Hydrocybe flexipes (Fr.) Moser	—	+	Микоризный.
Inocybe lanuginosa (Fr.) Kumm.	+	—	Подстилочный сапрофит.
I. umbrina Bres.	+	+	» »
Lactarius helvus (Fr.) Fr.	+	—	Микоризный.
Leotia gelatinosa Hill.	+	+	Подстилочный сапрофит.
Mycena galopus (Fr.) Kumm.	+	—	» »
M. polygramma (Fr.) S. F. Gray	+	+	Ксилофаг.
Marasmius androsaceus (Fr.) Fr.	+	—	Подстилочный сапрофит.
Paxillus involutus (Fr.) Fr.	—	+	Микоризный.
Rhodophyllus minutus (Karst.) J. Lange	—	+	Подстилочный сапрофит.
Russula alutacea (Fr.) Fr.	+	—	Микоризный.
R. emetica (Fr.) S. F. Gray	—	+	То же.

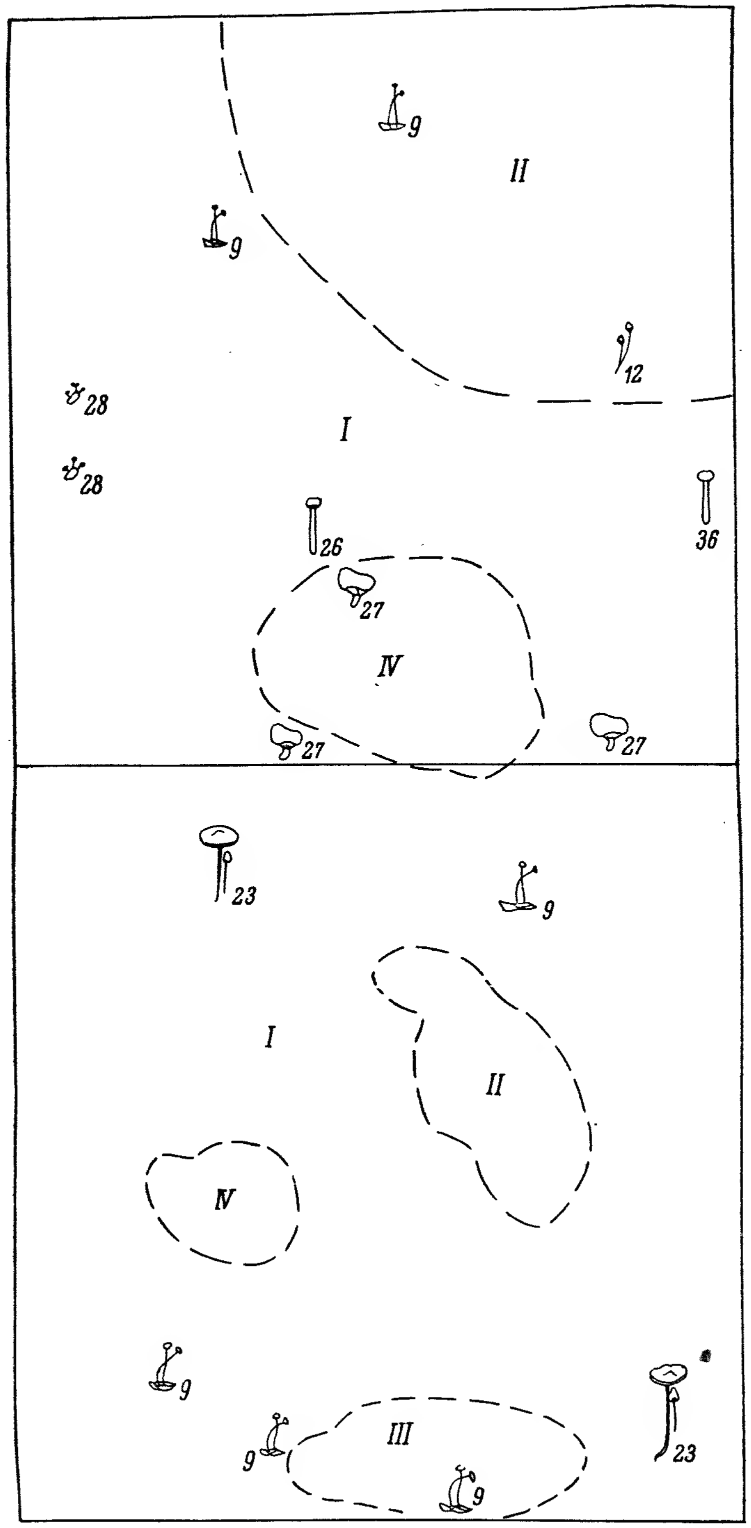


Рис. 6. Учетная площадка 50 кв. м в сосняке кустарничково-сфагновом (контроль, до осушения). 20 августа.

9 — Marasmius androsaceus, 12 — Mycena galopus, 23 — M. polygramma, 26 — Inocybe umbrina, 27 — Lactarius helvus, 28 — Collybia tuberosa. *I—IV* — контуры.

сутствие *Collybia cirrhata* и *C. tuberosa*, развивающихся на плодовых телах шляпочных грибов.

Сосняк долгомошно-черничный. До осушения здесь был сфагновый сосняк с большой примесью березы, участок этот является окраиной болота. После осушения здесь развился довольно густой и жизнеспособный подрост ели и березы. В подлеске имеются рябина, ива и кустарники — малина и крушина. Состав древостоя 7С 3Б+Е. Полнота 0.7, возраст 60—80 лет. Класс бонитета II.

За истекший после осушения период (с 1928 по 1957 г.), по данным лаборатории мелиорации, произошли коренные изменения в древостое. Бонитет повысился с V до II класса. Полнота насаждения возросла в 6 раз.

Напочвенный покров по флористическому составу довольно разнообразен. Наряду с представителями болотной флоры встречаются растения, характерные для сосняка-черничника и даже сосняка-кисличника.

В моховом покрове преобладают зеленые мхи: *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Примесь *Sphagnum magellanicum* незначительная. В травостое: *Deschampsia caespitosa*. *Calamagrostis epigeios* и некоторые другие. Мощность торфяного горизонта 0.3—0.4 м.

В распределении подстилки можно выделить два контура: контур *I* — в подстилке преобладают листья березы, мхов нет, они заглушены лиственным опадом. В контуре *II* преобладает хвойный опад. Эти особенности естественно сказываются на составе микофлоры. В табл. 3 приводится список найденных здесь видов грибов. Из микоризообразующих на учетной площадке отмечено присутствие *Lactarius mitissimus*, *Russula emetica*, *Paxyllus involutus*. Особенно распространен *Lactarius mitissimus*, плодовые тела которого в большом количестве разбросаны по всей площадке. Этот вид подавляет, по-видимому, здесь развитие других микоризообразующих грибов. Флора подстилочных сапрофитов, развившихся на учетной площадке, весьма разнообразна, как видно из табл. 3. Здесь легко установить приуроченность грибов к определенному виду опада. Так, *Collybia butyracea* и *C. confluens*, *Lepiota clypeolaria*, *Lycoperdon perlatum*, *Mycena pura*, *Helolotium citrinum* связаны с березовым опадом и встречаются главным образом в *I* контуре. Далее идут виды, развивающиеся в основном на мхах — *Galerina hypnorum* и *G. sphagnorum*; с хвойным опадом связаны *Marasmius androsaceus*, *Mycena sanguinolenta*, *M. galopus*, *M. flavo-alba*, *M. vulgaris*. Эти мелкие виды встречаются главным образом во *II* контуре, где преобладает хвойный опад (рис. 7).

Из дереворазрушающих грибов на пнях и обломках древесины встречаются *Mycena polygramma* и *Xeromphalina campanella*.

На березовых веточках обнаружена своеобразная флора грибов. Тут были найдены *Exidia repanda*, *Tubaria pellucida*, *Hymenoscypha epiphyllum*, *Psatyrella* sp.

Кроме перечисленных видов, следует отметить еще обилие на шишках сосны плодоношений *Auriscalpium vulgare*.

Всего на учетной площадке вблизи осушительной канавы собрано 41 вид грибов, в то время как в неосушенном кустарничко-сфагновом сосняке было найдено только 17 видов.

В кустарничко-сфагновом сосняке грибы были представлены отдельными экземплярами. После осушения в образовавшейся растительной ассоциации характер микофлоры изменился не только в качественном, но и в количественном отношении: большинство видов здесь развилось в массовых количествах, что хорошо видно из рисунков.

Не оставляет сомнения, что массовое развитие макрофитов на осушенных участках способствует более энергичному разложению органических остатков ранее заболоченного леса. Об этом свидетельствуют и косвенные данные, к числу которых следует отнести уже упомянутые выше наблюдения Елпатьевского о лучших результатах осушения на почвах с отложениями торфа, а также данные М. А. Бельской (1961), из которых можно видеть, что после осушения степень разложения торфа по сравнению с неосушенным лесом увеличивается почти вдвое и значительно превы-

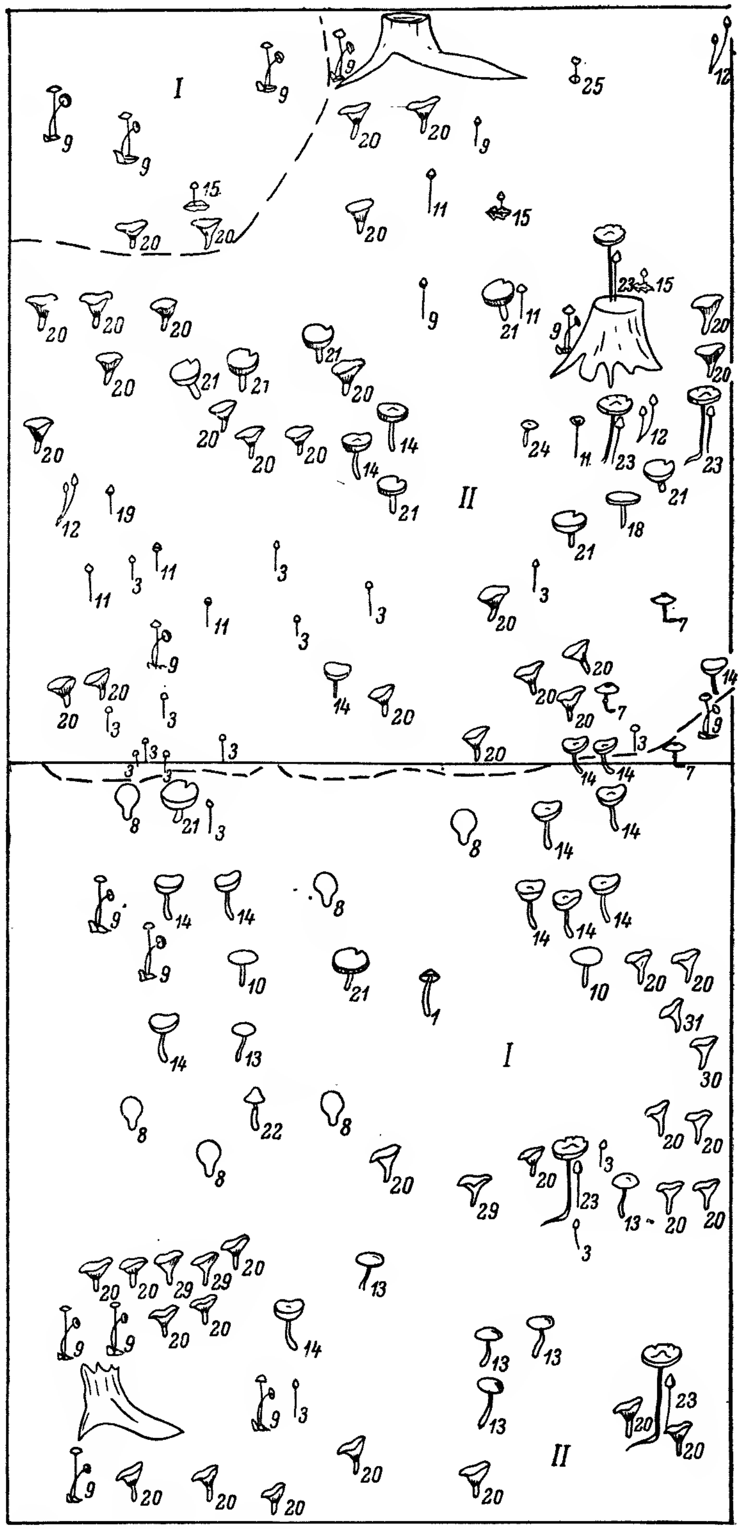


Рис. 7. Учетная площадка 50 кв. м в сосняке долгомошно-черничном. 20 августа.

1 — Collybia confluens, 2 — Collybia butyracea, 3 — Galerina hypnorum, 4 — Helotium citrinum, 5 — Hydnum repandum, 6 — Hymenoscypha epiphyllum, 7 — Lepiota clypeolaria, 8 — Lycoperdon perlatum, 9 — Marasmius androsaceus, 10 — Melanoleuca melaleuca, 11 — Mycena flavo-alba, 12 — M. galopus, 13 — M. leptocephala, 14 — M. pura, 15 — M. sanguinolenta, 16 — M. vitilis, 17 — M. vulgaris, 18 — Naucoria cerodes, 19 — Cortinarius acutus, 20 — Lactarius mitissimus, 21 — Russula emetica, 22 — Cystoderma amianthinum, 23 — Mycena polygramma, 24 — Xeromphalina campanella, 25 — Auriscalpium vulgare.

шает (в 6—10 раз) интенсивность разложения в верховом сфагновом болоте.

ТАБЛИЦА 3

Микофлора сосняка долгомошно-черничного (расстояние от осушителя 50—60 см)

Виды	Время нахождения		Экологическая группа
	август	сентябрь	
Auriscalpium vulgare (Fr.) Karst.	+	+	На сосновых шишках.
Clavaria pyxydata (Fr.) Quel.	—	+	Подстилочный сапрофит.
Clitocybe dicolor (Pers.) Lange	+	—	» »
C. tuba (Fr.) Gill.	—	+	» »
Collybia butyracea (Fr.) Kumm.	+	+	» »
C. confluens (Fr.) Kumm.	+	—	» »
Conocybe tenera var. *macrocephala* (Fr.) Kühn.	+	—	» »
Cortinarius acutus (Fr.) Fr.	+	—	Микоризный.
Cystoderma amianthinum (Fr.) Fay.	+	—	Подстилочный сапрофит.
Exidia repanda Fr.	+	—	?
Gallerina hypnorum (Fr.) Kühn.	+	+	Подстилочный сапрофит.
G. sphagnorum (Fr.) Kühn.	—	+	» »
Helotium citrinum (Hedw.) Rehm.	+	+	» »
Hymenoscypha epiphyllum (Pers.) Rehm.	+	—	» »
Inocybe vatricosa (Fr.) Karst.	+	+	» »
Lactarius mitissimus (Fr.) Fr.	+	+	Микоризный.
Lepiota sp.	—	+	Подстилочный сапрофит.
L. clypeolaria (Fr.) Kumm.	+	+	» »
Lycogala epidendrum (Mitheli) Fr.	+	—	Ксилофаг.
Lycoperdon perlatum Pers.	+	+	?
Marasmius androsaceus (Fr.) Fr.	+	+	Подстилочный сапрофит.
Melanoleuca melaleuca (Fr.) Murr.	+	—	» »
Mycena flavo-alba (Fr.) Quel.	+	—	» »
M. galopus (Fr.) Kumm.	+	+	» »
M. leptocephala (Fr.) Gill.	+	+	» »
M. permixta (Britz.) Sacc.	+	—	» »
M. polygramma (Fr.) S. F. Gray	+	+	Ксилофаг.
M. pseudopura (Cooke) Sacc.	+	—	Подстилочный сапрофит.
M. pura (Fr.) Kumm.	+	+	» »
M. sanguinolenta (Fr.) Kumm.	+	—	» »
M. vitilis (Fr.) Quel.	+	—	» »
M. vulgaris (Fr.) Kumm.	+	+	» »
Naucoria cerodes (Fr.) J. Lange	+	—	Ксилофаг.
Paxillus involutus (Fr.) Fr.	—	+	Микоризный.
Psatyrella sp.	—	+	
Russula emetica (Fr.) S. F. Gray	+	+	»
Stropharia hornemannii (Fr.) Lund. et Nannf.	—	+	Ксилофаг.
Tubaria pellucida (Fr.) Gill.	+	+	»
Xeromphalina campanella (Fr.) Maire	+	+	»

Выводы

1. На верховых торфяниках макромицеты представлены скудной, но весьма специфической флорой микоризных грибов и подстилочных сапрофитов.

2. Из микоризообразователей наиболее типичными являются грибы из рода *Dermocybe*. К наиболее характерным сапрофитным торфяным грибам относятся *Psilocybe uda*, *Galerina sphagnorum*, *Omphalia umbellifera*.

3. После осушения на выбросах торфа перечисленные виды развиваются особенно энергично. Усиливается также развитие микоризных грибов из родов *Lactarius*, *Paxillus*.

4. Микофлора облесенной окраины болота богаче, чем ее центральной части. Увеличивается главным образом состав микоризообразователей, куда входят представители родов *Dermocybe*, *Ixocomus*, *Russula*, *Lactarius* и некоторые другие.

5. При осушении заболоченных сосняков изменяются не только условия для развития высших аутотрофов, но и для флоры макромицетов, входящих в растительный биокомплекс.

6. Развитие флоры макромицетов в осушенных сосняках, более обильной и разнообразной по сравнению с заболоченными участками леса, способствует минерализации и гумификации органических остатков и повышению производительности лесов.

ЛИТЕРАТУРА

Бельская М. А. (1961). Изменение физических свойств торфяно-болотных почв при лесоосушительной мелиорации. Сб. по лесному хозяйству, IV. — Васильков Б. П. 1955. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. — Елпатьевский М. П. (1957). Лесная осушительная мелиорация. — Елпатьевский М. П. (1961). Методика учета эффективности лесоосушения. Сб. работ по лесному хозяйству, IV. — Мозер М. (1963). Искусственное заражение микоризными грибами лесных растений. Сб. переводов из иностранной литературы «Микориза растений».— Частухин В. Я. и М. П. Николаевская. (1953). Исследования по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и полезащитных полосах. Тр. БИН АН СССР, сер. II, 8. —Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Favre J. (1936). Champignons reres ou peu connus des Hauts-marais jurassiens. Bull. Trimestr. de la Soc. Mycologique de France, LII, 2. — Favre J. (1937). Champignons rares ou peu connus des Hauts-marais jurassiens. Bull. Trimestr. de la Soc. Mycologique de France, LIII, 3—4. — Favre J. (1948). Les associations fongiques des Hauts-marais jurassiens et de quelques regions voisines. Materiaus pour la Flore Cryptogamique Suisse, X, 3. — Konrad P. et J. Favre. (1935). Quelques champignons des Hauts-marais tourbeux du Jura. Bull. Trimestr. de la Soc. Mycologique de France, LI, 1. — Kreisel H. (1953—1954). Beobachtungen über die Pilzflora einiger Hoch und Zwischen-moore Ost Mecklenburgs. Wissenschaftliche Zeitschrift der Uniwersität Greiswald. Mathemat. Naturwissenschaftliche Reihe, 4/5, 3. — Lange M. (1948—1949). The Agarics of Maglemose. Dansk Botanisck Arkiv, 13, 1—4. — Pilat A. (1964). *Cortinarius pholideus* v Československu. Česka Mycologie, 18 (2).— Pilat A. a. Иsak. (1961). Mushrooms and other fungi. — Walker P. a. F. Draper. (1963). The Fungi of Ilkley Moot. The Naturalist, 887.

Ленинградский
государственный университет.

THE MYCOFLORA OF OLIGOTROPHIC BOGS AND PALUDIFIED FORESTS AND ITS ROLE IN THE DYNAMICS OF PLANT ASSOCIATIONS IN THE COURSE OF DRAINAGE. I. *MACROMYCETES*

By V. I. Chastukhin

SUMMARY

The object of this work was to study the mycoflora of oligotrophic bogs and paludified pine stands, and to trace the changes in its composition in the course of drainage. The present report deals with *Macromycetes*. The flora of *Macromycetes* of treeless parts of *Sphagnum* bogs is very poor. Among the mycorrhizal fungi the most characteristic are the representatives of the genus *Dermocybe* (*D. sanguinea* and *D. cinnamomea*)

associated with pine growing on *Sphagnum* bogs. Among the typical peat-land inhabiting fungi associated with peat mosses (*Sphagnum* spp.) *Psilocybe uda* and *Galerina sphagnorum* should be mentioned. The drainage of *Sphagnum* bogs and paludified pine forests has a favourable effect on the development of *Macromycetes*. The mycorrhizal species increase in number due to the appearance of representatives of *Lactarius*, *Russula*, *Ixocomus* and some other genera. Opulent flora of litter saprophytes develops (the species of *Collybia*, *Marasmius*, *Mycena* and of some other genera). The development of rich flora of *Macromycetes* contributes to the mineralization of the organic matter of peat soils with difficulty imbibed by roots, thus raising the productivity of these soils.

ТОМ 51 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1966, № 2

УДК 532.517.4 : 627.8+577.49 : 582.26

Д. В. Лунд

ЗНАЧЕНИЕ ТУРБУЛЕНТНОСТИ ВОДЫ В ПЕРИОДИЧНОСТИ РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ ВИДОВ РОДА *MELOSIRA (ALGAE)*

С 6 рисунками

(Получено 25 V 1965)

Виды рода *Melosira* составляют важную часть фитопланктона озер во всех странах света. В данной статье рассматривается вопрос о значительной чувствительности некоторых видов *Melosira* к переменам вертикального распределения температуры и к турбулентности воды в обитаемом водорослями водоеме.

При гомотермии толщи воды, если действие ветра небольшое или ветер отсутствует, турбулентность может быть столь мала, что скорость падения планктонной водоросли ведет к ее сравнительно быстрому прохождению через всю толщу воды (Lund, 1955). С увеличением турбулентного перемешивания воды скорость падения становится незначительной, и водоросли распределяются беспорядочно в толще воды. Поэтому дополнительные увеличения турбулентности не могут иметь влияния на их распределение с глубиной, исключая возможности, что некоторые клетки могут быть вымыты из отложений и внесены в толщу воды. Последнее явление имеет значение в случае с *Melosira*, так как некоторые виды этого рода могут оставаться живыми в течение значительного времени, будучи захороненными в иле, даже в отсутствие света и кислорода (Nipkow, 1950; Lund, 1954; Гусева и Ильинский, 1959).

При наступлении температурной стратификации воды только клетки, находящиеся в эпилимнионе, будут удерживаться в турбулентно перемешиваемой воде и можно предположить, что они держатся там благодаря именно турбулентному перемешиванию. Некоторые из них падают в металимнион, потому что турбулентность уменьшается с глубиной. Чем ближе они к металимниону, тем скорее они падают.

В тех озерах Английского озерного района, где глубины освещенной зоны и эпилимниона более или менее совпадают в течение значительных периодов времени, образование эпилимниона равнозначно поднятию дна озера, с тем дополнительным невыгодным обстоятельством, что клетки могут как бы падать под поверхность этого придонного слоя. Поэтому, раз металимнион образован, то скорость потери количества клеток на единицу растущего населения увеличивается. Это показано в детальной работе об *Asterionella formosa* Hass. в оз. Уиндермир (Windermere) (Lund и др., 1963), к которой мы далее вернемся в связи с иным объяснением, данным этому явлению А. П. Скабическим (1960), изучавшим распределение в глубину *Asterionella* и *Melosira baikalensis*.

Следует сказать, что ни таксономия, ни номенклатура всех здесь рассматриваемых видов не являются достаточно удовлетворительными. Я придерживаюсь здесь системы Густета (Hustedt in: Huber-Pestalozzi, 1942) и М. М. Забелиной и др. (1951) и в значительной степени системы Скабичевского (1960). Просмотр планктонных проб, полученных из различных частей света, убедил меня, что у обычных видов *Melosira* имеется по нескольку форм. Мы не пытаемся охарактеризовать все такие разновидности, рассматриваются лишь следующие таксоны: *M. italica* (Ehr.) Kütz. subsp. *italica*, *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müll., *M. islandica* O. Müll subsp. *islandica*, *M. islandica* subsp. *helvetica* O. Müll., *M. baikalensis* (K. Meyer) Visl., *M. ambigua* O. Müll., *M. granulata* (Ehr.) Ralfs, *M. nyassensis* O. Müll. var. *nyassensis*, *M. nyassensis* var. *victoriae* Wolosz. и *M. agassizii* O. Müll. Первые три вида типичны для озер умеренной, субарктической и арктической областей и их главное размножение обычно имеет место с осени до весны. Последние два вида обитают только в тропиках. *M. ambigua* и *M. granulata* часто встречаются и в умеренных и в тропических водоемах. В умеренных странах они — летние виды.

На рис. 1—3 показана зависимость между стратификацией воды и появлением *M. italica* subsp. *subarctica* в толще воды, от поверхности и до глубины 5 м в трех водоемах Английского озерного района. Подсчеты количества *Melosira* велись каждую неделю в течение 18 последовательных лет. Подсчеты подтвердили наши более ранние данные (Lund, 1954, 1955), показывающие, что при стратификации воды, как прямой, так и обратной, водоросль встречается редко или совершенно отсутствует, а с наступлением гомотермии она вновь появляется. Период гомотермии в этих озерах продолжается приблизительно с октября до апреля, что связано с размерами и конфигурацией водоемов и океаническим климатом страны. Во время этого периода водоросль размножается, и различия, которые наблюдаются в ее обилии от года к году, зависят от факторов, которые не рассматриваются в данной статье (см. Lund, 1954). Важным фактором в этом цикле является сравнительно быстрая скорость опускания диатомей. Как только металимнион образовался и турбулентное перемешивание в нем уменьшилось, равно как и в гиполимнионе внизу, тогда клетки быстро оказываются захороненными в донных отложениях. Они выносятся из отложений осенью, когда плотностная стратификация исчезает и турбулентное перемешивание действует во всей толще воды (Lund, 1954). Та же самая связь наблюдается в периодичности этой диатомеи и в других озерах Английского озерного района, в Шотландии, Ирландии, Дании (Lund, 1954), в Соединенных Штатах Америки (личные исследования) и в ФРГ (Beuschold, 1961; сравните рисунки 3-й и 9-й в работе Бушольда).

Данные К. А. Гусевой и А. Л. Ильинского (1959) могут с первого взгляда показаться несовместимыми с моими данными о *M. italica* var. *subarctica*, но в действительности в основном они сходны. Из их первого рисунка видно, что главный период размножения диатомей имеет место летом, когда вода в водохранилище часто турбулентно перемешивается, потому что площадь его велика и оно мелководно. Авторы подчеркивают значение режима летнего периода в отношении к более поздним явлениям, происходящим подо льдом. В описанном ими водохранилище периоды термической и, следовательно, плотностной стратификации почти совершенно обратны таким же состояниям в водоемах Английского озерного района. В Рыбинском водохранилище термическая стратификация возникает подо льдом. Тогда, если снеговой покров на льду сравнительно незначительный и благодаря этому условия освещения благоприятны, размножение *Melosira* может быть настолько интенсивным, что сети рыбаков забиваются нитями этой водоросли. Зимой в Английском озерном районе обычно лишь самые маленькие озера замерзают и то только на короткий период. Когда в 1947 и 1963 гг. они замерзли приблизительно на два месяца, нормальное размножение *Melosira italica* subsp. *subarctica* изменилось (Lund, 1954) (рис. 3, 4). В 1960 г. в озере Блелхэм (Blelham Tarn), одном из озер описываемого района (Lund, 1954), вода искусственно перемешивалась накачиванием воздуха через специальные форсунки, положенные у дна. Тогда *Melosira italica* subsp. *subarctica* появлялась в планктоне и размножалась летом так же, как и в Рыбинском

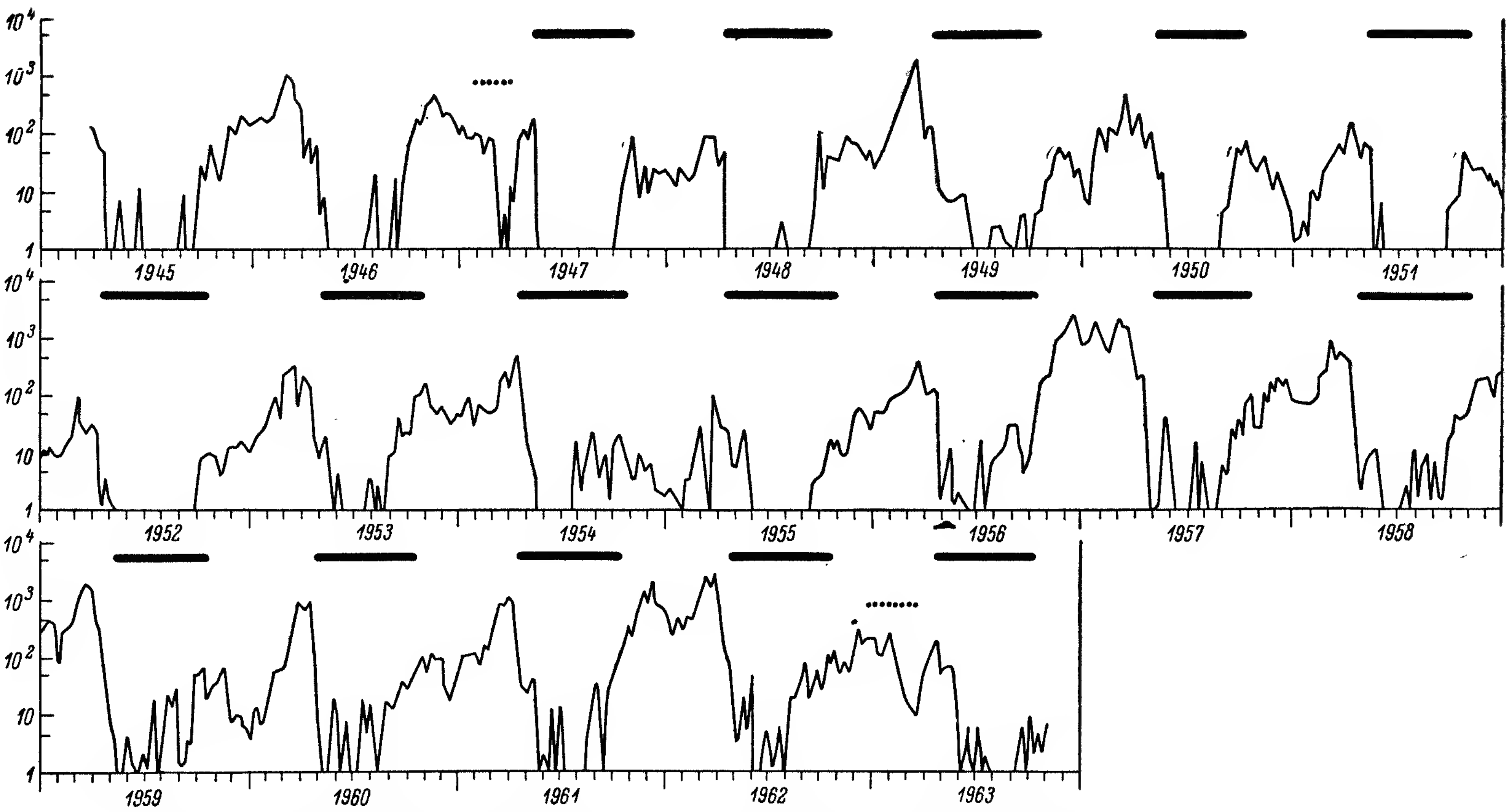


Рис. 1. Сезонный цикл *Melosira italica* subsp. *subarctica* в оз. Блэлхэм (Blelham Tarn), Англия, в 1945—1963 гг.

По вертикали — число клеток в 1 мл; *по горизонтали: непрерывные линии* — периоды, когда вода термически стратифицирована, *прерывистые линии* — периоды продолжительного ледяного покрова.

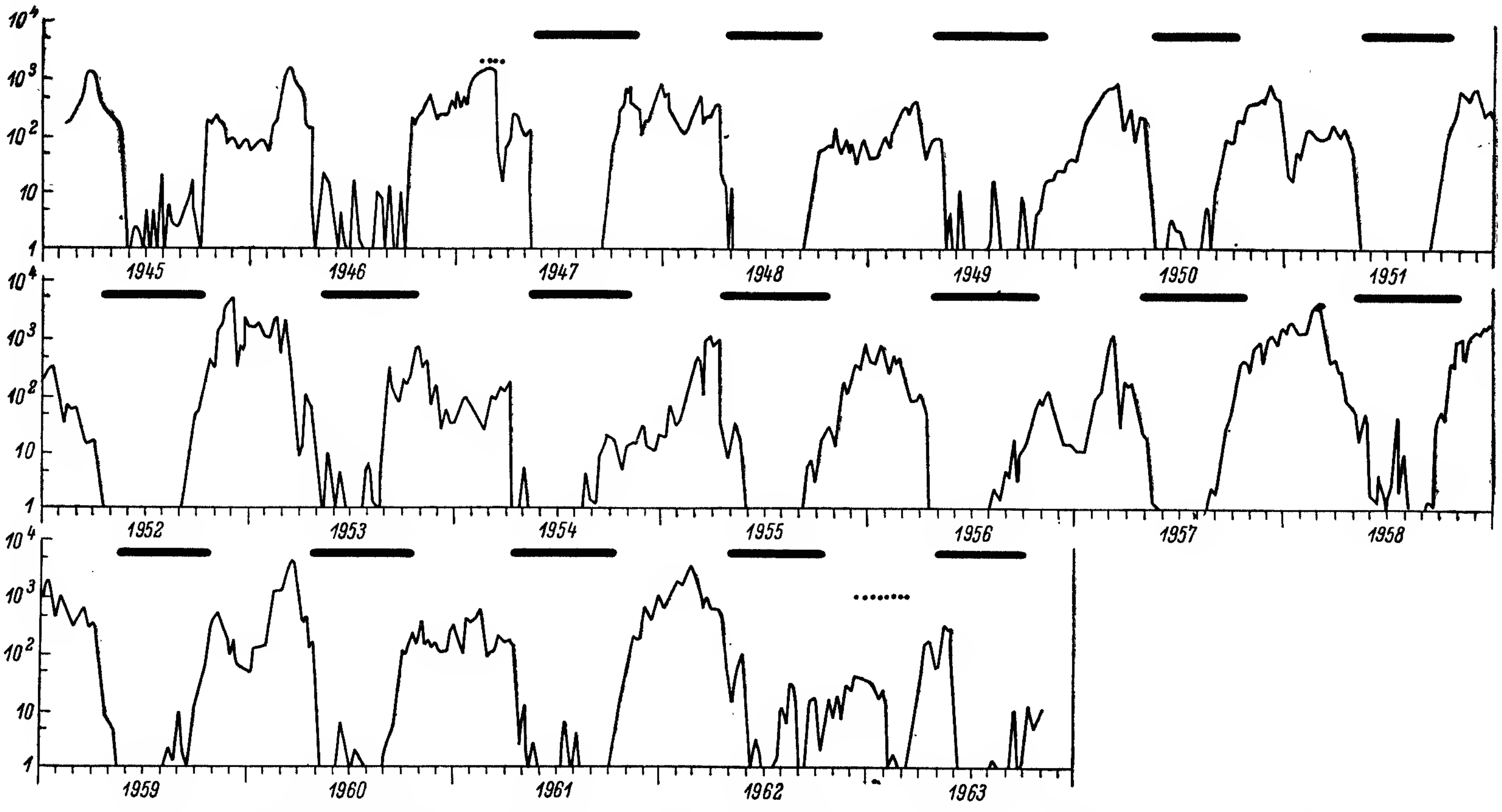


Рис. 2. Сезонный цикл *Melosira italica* subsp. *subarctica* в Эствейт Уотер (Esthwaite Water), Англия, 1945—1963 гг.

Объяснения те же, что и на рис. 1.

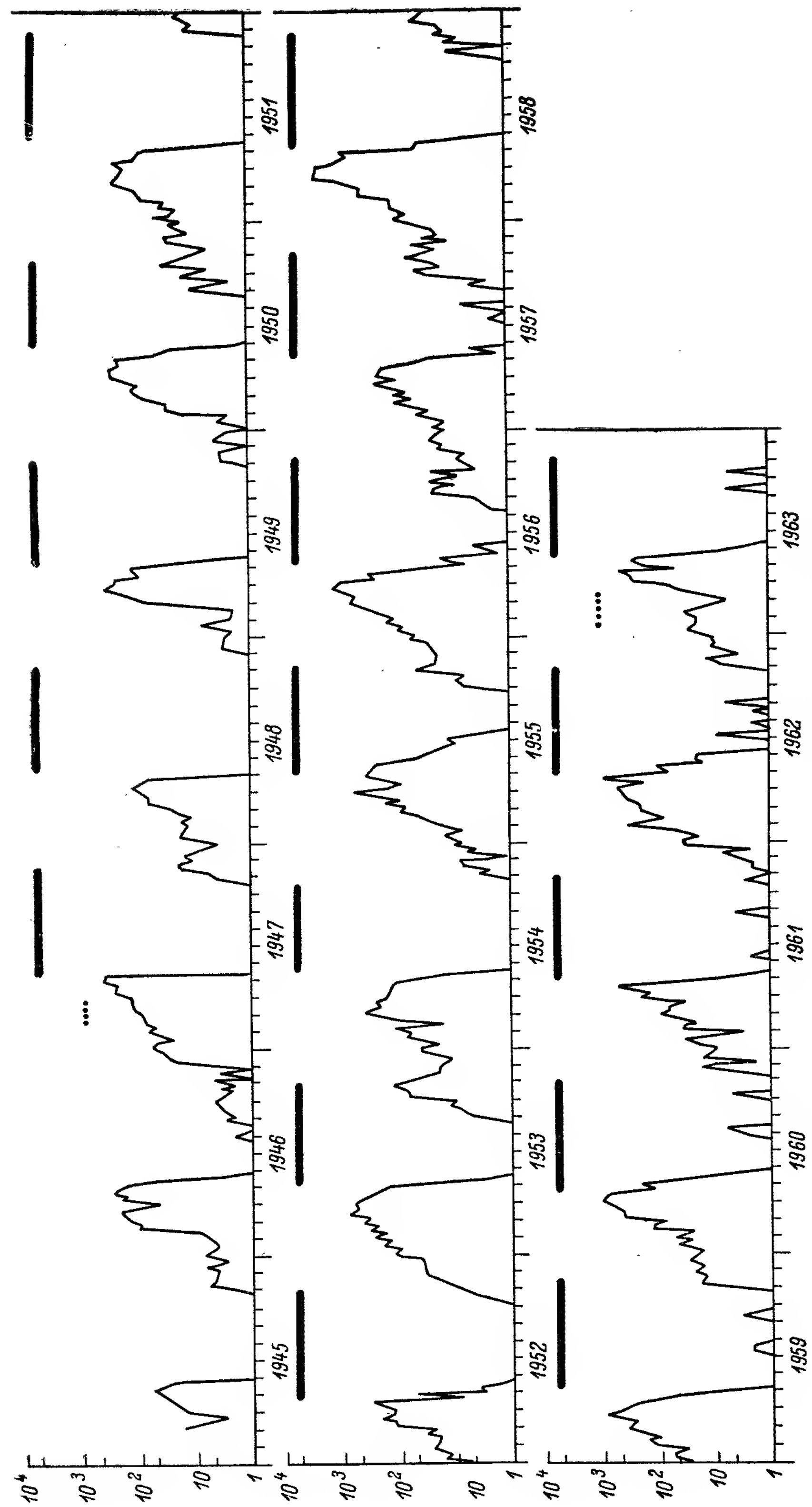


Рис. 3. Сезонный цикл *Melosira italica* subsp. *subarcrica* в южном бассейне Уиндермир (Windermere), Англия, 1945—1963 гг.

Объяснения те же, что и на рис. 1.

водохранилище. Когда искусственное перемешивание воды закончилось, численность диатомей уменьшилась, и новое увеличение наблюдалось только во время нормального перемешивания воды (рис. 4). Очевидно, что периодичность развития *Melosira* в этом озере, так же как и в Рыбинском водохранилище, определяется главным образом движениями воды.

Гусева и Ильинский (1959) отмечают также, что *Melosira* оседает в воде зимой главным образом по руслам рек в результате перераспределения нитей. Подобное же перераспределение нитей наблюдается и в озерах Английского озерного района во время летней термической стратификации. Сперва нити бывают очень обильны во всех отложениях, хотя они более обильны на глубоких, чем на мелких местах. В течение лета нитей на более мелководных участках становится все меньше и меньше. Причина этого явления в том, что некоторые нити иногда под действием ветра снова переходят во взвешенное состояние в турбулентно перемешанных частях эпилимниона. Каждый раз, когда это происходит с нитями, они также перераспределяются водными течениями и в горизонтальном направлении. Когда затем они падают еще раз, то некоторые из них оседают опять-таки в более мелководных районах, а другие уносятся в настолько глубоководные районы, что нити, проходя через металимнион, оседают на те части дна, откуда трудно перейти во взвешенное состояние, и они остаются там до осени. Повторение этого процесса приводит к обеднению мелководий и к обогащению глубоководной зоны.

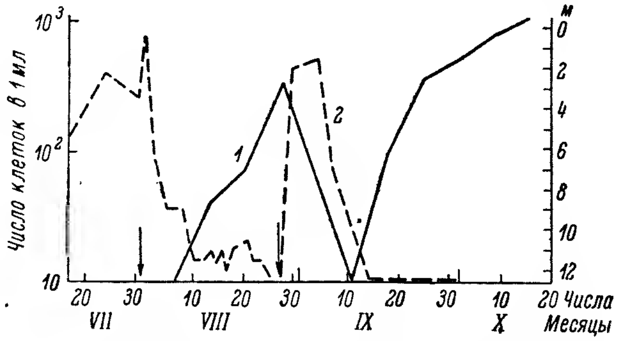


Рис. 4. Действие искусственного перемешивания воды в оз. Блелхэм (Blelham Tarn, Англия) на обилие *Melosira italica* subsp. *subarctica*.

По вертикали: *слева* — число клеток в 1 мл.; *справа* — толщина слоев в метрах, в которых вода гомотермическая. *Вертикальные стрелки*: *левая* — время начала искусственного перемешивания; *правая* — время конца периода искусственного перемешивания. *1* — *Melosira*; *2* — толщина гомотермического слоя.

У *Melosira islandica* (о содержании этого таксона, как он принят в наших работах, см. Lund, 1962a), по-видимому, периодичность в крупном арктическом континентальном водоеме — Большом Невольничьем озере — (Great Slave Lake) похожа на периодичность *M. italica* subsp. *subarctica* в маленьких умеренных озерах Англии (Lund, 1962b). Однако до сих пор мы не знаем ничего о ее экологии подо льдом. Скабичевский (1960), анализируя данные советских авторов о *M. islandica*, включая сюда и subsp. *helvetica*, пишет, что обычно она обильна весной и что бóльшую роль в ее периодичности играет температура. Он пишет, что, вероятно, температура порядка 10° является обычным пределом для ее энергичного размножения. Нужно заметить, что десятиградусная температура в самых верхних слоях воды озер умеренного и холодного климатов часто имеет место именно тогда, когда начинается термическая стратификация. Поэтому исчезновение этой водоросли в течение данного периода может быть связано, по крайней мере частично, с уменьшением турбулентности в толще воды. Полторацкая (Poltaracka, 1960) считает, что цикл *M. islandica* subsp. *helvetica* в некоторых польских озерах также в общем определяется изменениями в характере водных движений в связи с термической стратификацией.

Родэ (Rodhe, 1948) указывает, что в Швеции *M. islandica* subsp. *helvetica* имеет сходный цикл развития. Летом она обычно очень редка или отсутствует в эпилимнионе, но ее можно найти в гиполимнионе. Только тогда, когда летом происходит частичная или полная циркуляция воды, эта диатомея встречается в верхних слоях воды. По мнению Родэ, свет и температура — главные факторы, определяющие рост этой диатомеи (см. также Скабичевский, 1960). Подобно *M. italica* subsp. *italica* (Гусева и Ильинский, 1959) и subsp. *subarctica* (Lund, 1954), эта диатомея может жить в темноте и в отсутствие кислорода; Нипков (Nipkow, 1950) находил живые ее клетки в осадках, отложенных четыре или пять лет тому назад в эвтрофном Цюрихском озере.

Наши знания о возможном влиянии турбулентности на виды, обитающие в теплых водах, довольно скудны. С первого взгляда казалось бы, что *M. ambigua* и *M. granulata* должны быть наиболее обильны в условиях, отличных от условий жизни предыдущей группы видов, и что турбулентность не может играть такой же большой роли в их экологии. Тем не менее имеются данные, указывающие, что турбулентное перемешивание и в их жизненном цикле является важным фактором. Скабичевский (1960) показал, что, хотя *M. ambigua* часто обычна летом, связать ее поведение с одной температурой не представляется возможным. Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1951) отмечает, что *M. granulata*, которая часто встречается вместе с *M. ambigua*, особенно обильна в озерах среднего и малого размера. Такие водоемы обычно мелки и поэтому слабо расслоены или расслоены только в течение кратковременных нерегулярных периодов. То же самое относится к рекам, в которых эти виды случается обнаружить.

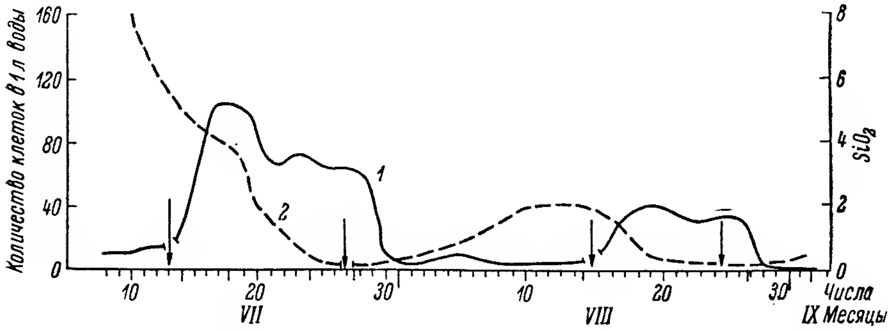


Рис. 5. Колебания обилия *Melosira granulata* в Лондонском водохранилище в течение лета 1961 г.

По вертикали справа — содержание растворенного SiO_2 (в мг/л). *Вертикальные стрелки* — периоды перемешивания воды. *1* — *Melosira*; *2* — содержание SiO_2. (Из статьи Ridley, 1962).

Ридлей (Ridley, 1962) нашел отчетливую связь между периодами изобилия *M. granulata* в одном водохранилище в Лондоне и степенью перемешивания воды (рис. 5). Два периода в 1961 г., когда эта водоросль была обильной, начались после перемешивания воды, вызванного ветром. Второй период усиленного размножения диатомеи был гораздо менее продуктивен, чем первый,— в течение предыдущего периода концентрация кремнезема в воде понижалась до такого уровня, что очень значительного дополнительного увеличения биомассы водоросли не могло иметь места. В третий период перемешивания воды уже совсем не наблюдалось возрастания численности водоросли.

Сходные данные имеются о периодичности вида *M. granulata*, в маленьком эвтрофном озере Крос Мир (Crose Mere), в средней Англии в 1962 и 1963 гг. (рис. 6). Наблюдался один период изобилия этого вида, связанный опять-таки с изотермическим состоянием озера. В 1963 г., когда летом термическая стратификация была более заметной и продолжительной, чем в 1962 г., эта диатомея была очень редкой и только осенью, после перемешивания воды, ее численность превысила 10 000 клеток на литр.

Было бы неразумно придавать слишком много значения этим немногим фактам, но, без сомнения, эти данные указывают, что, изучая причинную обусловленность периодичности в развитии водорослей, не следует пренебрегать возможной ролью изменений в термической стратификации.

В тропических озерах *M. ambigua* и *M. granulata* часто встречаются вместе с другими видами, например с *M. nyassensis* var. *nyassensis* и var. *victoriae* и с *M. agassizii*. Поэтому развитие всех этих таксонов рассматривается нами совместно. В нескольких сообщениях (Anonymous, 1952; Fish, 1957; Talling, 1957 и его же работа в печати) подчеркивалась важность движения воды, определяющего вертикальные и горизонтальные перемещения этих диатомей. Существуют доказательства, что они могут падать сравнительно быстро (Talling, 1957) и жить в течение продолжительных периодов в темноте (Fish, 1957; Talling, 1957). *M. nyassensis* в районе бухты Нката оз. Ниясса (центральная Африка) наиболее обильна в то время, когда дуют устойчивые пассаты, приводящие к перемешиванию воды, распространяющемуся вниз даже до глубины 75 м (Lund, 1954). Имеются свидетельства, что при повышенном турбулентном перемешивании и опускании металимниона происходит увеличение количества *Melosira* в районе глубокой воды (Iles, 1960).

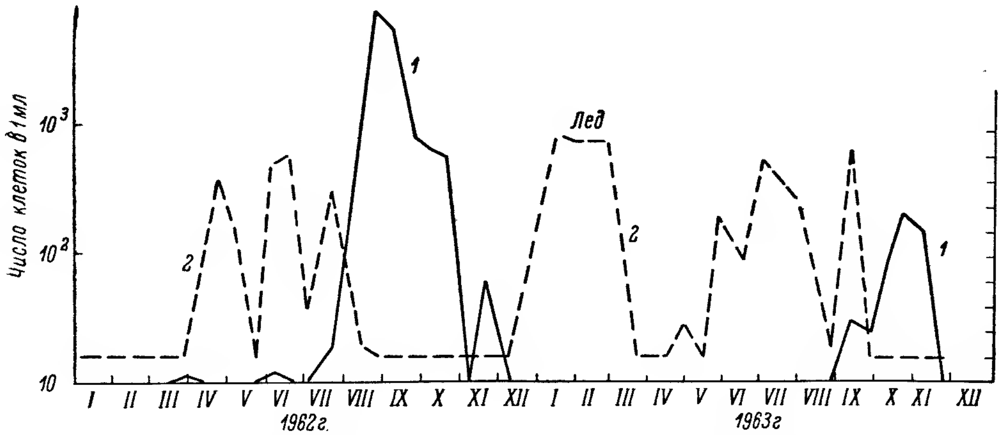


Рис. 6. Сезонный цикл *Melosira granulata* в Крос Мир (Crose Mere), Англия, в течение 1962 и 1963 гг.

По вертикали слева — число клеток в 1 мл, *справа* — толщина в метрах гомотермического слоя. *1* — *Melosira*; *2* — толщина гомотермического слоя.

Обычный период изобилия *Melosira baicalensis* продолжается с поздней зимы до весны или раннего лета. Скабичевский (1929) показал, что в цикле этого вида наблюдаются два периода уменьшения количества нитей — весной и летом в более верхних слоях воды. Главное (второе) выпадение из планктона происходит, когда вода нагревается выше 6—8°. Эта температура обычно достигается в течение периода быстрого нагревания поверхностных слоев озера. Поэтому связь между прямой стратификацией и главным (вторым) уменьшением количества *Melosira* в Байкале представляется той же самой, как и для других видов в озерах континентальных, умеренных и арктических районов. Данные Скабического (1929, 1960) и К. К. Вотинцева (1953) показывают, что скорость падения нитей во время летнего уменьшения количества *Melosira* 3—6 м в день. Скабичевским наблюдалось очень интересное изменение в распространении *Melosira* в глубину за время между 10 VIII и 21 VIII 1926 (Скабичевский, 1929, табл. 4): перемена в слое 0—150 м от сильно стратифицированного до фактически нестратифицированного состояния повлекла за собой сходную перемену сравнительного изобилия этой диатомеи в изучавшемся слое 0—150 м. Кажется вероятным, что это изменение было результатом внутреннего сейша, поднимающего воду и вместе с ней нити *Melosira* (о сейшах см. Россолимо, 1957).

Поэтому кажется вероятным, что годичная периодичность этого вида, особенно в глубоких слоях, сильно зависит от изменений в турбулентности и, следовательно, от степени термической стратификации. Однако остаются неясными причины начала весеннего «цветения» *M. baicalensis.* Размножение водоросли начинается в феврале подо льдом, хотя в середине зимы водоросль бывает сравнительно редка (Скабичевский, 1929, 1960; Вотинцев, 1953). Источник клеток, образующих это весеннее цветение, неизвестен, но, как показывает Скабичевский, имеется связь между появлением клеток подо льдом и увеличением длины дня и интенсивности света. Возможно, что нити, распределенные в толще воды во время осенних штормов, служат источником весеннего цветения, но неясно, каким образом они остаются в плавающем состоянии до того момента, когда лед взломается (между апрелем и июнем).

Скабичевский (1960 : 28—30) рассматривал проблему поведения *M. baicalensis* в связи с плаванием планктонных диатомей вообще. Он полагает, что, вероятно, выделение кислорода во время фотосинтеза делает их способными к поднятию. В подтверждение он цитирует примеры дневных и ночных изменений вертикального распределения неподвижных планктонных водорослей. Он указывает, что, если водоросли опустятся в глубину, где освещение недостаточное для их фотосинтеза, тогда они утратят свою способность подниматься и будут обречены к опусканию на дно. Данные Вотинцева (1955, 1958, 1961) дают основание предполагать, что, может быть, конец весеннего размножения вызывается использованием питательных веществ, что в свою очередь, по теории Скабичевского, могло вызвать прекращение фотосинтеза и как следствие потерю ими способности плавать.

Однако трудно допустить, что выделение кислорода действительно заставляет диатомеи становиться легче воды, потому что в этом случае было бы легко видеть в воде пузырьки этого газа, прикрепленные к клеткам. Однако такие пузырьки не были найдены, и кроме того наиболее вероятно, что очень маленькие пузырьки должны быть вытеснены в раствор поверхностным натяжением (Hutchinson, 1957 : 581—84). Распределение *Asterionella* с глубиной, на которое Скабичевский (1960 : 31) ссылается как на пример, подтверждающий его мнение, может быть проще объяснено на основании ее скорости падения и изменений, происходящих вследствие присутствия или отсутствия термической стратификации, как это и было объяснено в начале данной статьи. Те же самые доводы приложимы и к другим планктонным диатомеям, особенно к *M. italica* subsp. *subarctica* (Lund, 1954, 1955).

Хотя кажется невероятным выделение пузырьков кислорода на отдельных нитях, возможно все же такое состояние, когда пузырьки образуются между водорослевыми нитями. При большом скоплении нитей может наступить пересыщение воды растворенным кислородом, в результате чего могут образоваться большие стойкие пузыри. Находясь подо льдом, пузыри в меньшей степени подвергаются опасности лопнуть. Поэтому можно ожидать, что пузырь будет иметь сравнительно долгую жизнь, когда озеро замерзнет. Это явление образования пузырей часто наблюдается среди скоплений водорослей в озерах, покрытых льдом или свободных ото льда. Если эти спутанные водоросли не прикреплены и находятся во взвешенном состоянии, они будут подниматься к поверхности. Если это случается с *Melosira* зимой, то поднявшаяся масса водорослей образует обширное скопление под поверхностью льда. Образование скоплений нитей *Melosira baicalensis* наблюдалось М. М. Кожовым (1955), который пишет, что сети рыбаков могут быть забиты нитями *Melosira*. Весьма вероятно, что начало весеннего размножения водоросли происходит вследствие поднятия пучков нитей в результате образования пузырей газа. Допустим, что это происходит именно так. Тогда следует, что сезонное размножение подо льдом становилось бы заметным сперва над сравнительно мелководными площадями, так как только там, судя по данным Вотинцева (1952), растение найдет достаточно света для активного фотосинтеза. В работах О. М. Кожовой (1959) и Скабичевского (1960) о распределении планктона на Байкале показано, что, хотя *M. baicalensis* типичный вид для больших площадей открытой воды, она процветает также и в районах мелководий. Нет, по-видимому, никакого достаточно веского доказательства предположению о прогрессивном увеличении численности и перемещении водоросли с течением времени из мелководий в более глубокие места, что могло бы объяснить увеличение биомассы ее в толще воды. Кожова (1961) искала связь между глубиной снега на льду и обилием *Melosira* под ним. Она, в противоположность Гусевой и Ильинскому (1959), не нашла никакой связи; тем не менее, если озеро было бы вполне спокойно, бóльшая прозрачность льда, свободного от снега, должна была бы привести к большему развитию *M. baicalensis*, как это случается с *M. italica*. Отсутствие такой связи, по-видимому, свидетельствует в пользу чрезвычайно сильного горизонтального передвижения воды подо льдом, так что, если *Melosira* будет начинать свое весеннее цветение на ограниченных площадях, тогда она будет быстро и широко перенесена из центров ее размножения. Несмотря на все эти возможности, кажется мало вероятным, что поднятие масс нитей может иметь место только в мелкой воде; районы мелководий в Байкале образуют только малую часть этого очень глубокого озера.

Однако В. М. Сокольников (1960, см. также Россолимо, 1957) убедительно показал, что старая идея о том, что течения фактически отсутствуют подо льдом, неправильна. Существуют очень значительные как горизонтальные, так и вертикальные потоки. Представляется, что именно эти передвижения воды поддерживают *Melosira* во взвешенном состоянии подо льдом. В тех озерах, в которых лед обычно покрыт снегом, вода изолирована от изменений температуры, вследствие чего таких токов подо льдом не образуется. Поэтому виды *Melosira* теряют возможность оставаться в плавающем состоянии подо льдом, они неминуемо будут опускаться. Кроме того, отсутствие освещения будет тормозить фотосинтез клеток, не будет происходить и размножения водоросли. Так как нитей будет немного или совсем не будет молодых клеток, то нити будут тяжелее, чем было бы в случае их размножения.

Поэтому для объяснения кажущейся необычной способности *M. baicalensis* оставаться во взвешенном состоянии в воде и в период обратной стратификации в оз. Байкал, покрытом льдом, можно высказать такие соображения. Во время осенних штормов нити поднимаются из нижних слоев и из донных отложений, за исключением, может быть, нитей, опустившихся в очень глубокие места. Уверенность Кожова (1955, 1962), что существует связь между осенними температурами и величиной урожая *Melosira* во время следующей весны, может быть и оправдана, несмотря на критические замечания Вотинцева (1958). Теплая и длительная осень указывает на наличие благоприятных условий для повторной суспензии нитей *Melosira* и для ее размножения. Зимой много нитей остается во взвешенном состоянии благодаря движению потоков воды подо льдом. Наличием этих токов можно также объяснить, почему Кожова (1961) не нашла никаких различий в урожаях водоросли подо льдом, занесенным снегом и подо льдом, свободным от снега. Хотя рост ее и будет несколько лучшим под прозрачным льдом благодаря хорошему освещению, но «продукты» этого роста будут перенесены потоками воды в другие районы, как пишет об этом Сокольников (1960). Этот перенос будет осуществляться независимо от того, покрываются ли эти районы снегом или нет. Во вторую половину зимы или в первую половину весны непрерывно возрастающая интенсивность солнечного света и удлинение дня приведут к увеличивающемуся активному размножению *Melosira* и образуются дополнительные течения и перемещения воды с усилением энергии лучей солнечного света. Возможно также, что и размножение водоросли идет интенсивнее в прибрежных местах и в районах мелкой воды, чем в центральных глубоких районах водоемов. В районах мелкой воды может случиться, что пучки нитей поднимутся к поверхности благодаря образованию между ними пузырей кислорода.

Выводы

Движение воды играет очень важную роль в сезонном цикле большинства изученных видов *Melosira*. Виды, размножающиеся главным образом от осени до лета, в зимний период ведут себя так именно потому, что они поддерживаются во взвешенном состоянии турбулентностью воды во время бо́льшей части этого периода. С наступлением ледостава количество *Melosira* уменьшается в маленьких озерах или в озерах, покрытых снегом (по льду), вследствие уменьшения интенсивности движения воды. Предполагается, что способность *Melosira baicalensis* размножаться подо льдом в оз. Байкал вызывается необычно сильными движениями воды в нем зимой и весной. Некоторые другие виды *Melosira* обычно достигают максимума своего развития летом или осенью. Имеются некоторые указания, что и периодичность развития некоторых видов *Melosira*, обильных в тропических озерах, также вызывается турбулентностью воды.

Я очень благодарен мистрис Томпсон и проф. И. А. Киселеву, без помощи которых я не мог бы написать статью на русском языке. Мои коллеги и некоторые ассистенты Пресноводной биологической ассоциации (Freshwater Biological Associatioп) тоже оказали мне помощь.

ЛИТЕРАТУРА

Вотинцев К. К. (1952). Энергия фотосинтеза и сезонные изменения биомассы *Melosira baicalensis* Wisl. ДАН СССР, 84, 3. — Вотинцев К. К. (1953). О скорости регенерации биогенных элементов при разложении отмершей *Melosira baicalensis* Wisl. ДАН СССР, 92, 3. — Вотинцев К. К. (1955). Пути миграции кремния в озере Байкал. Тр. Всес. гидробиолог. общ. АН СССР, 6. — Вотинцев К. К. (1958). О роли температурного фактора в формировании планктонных комплексов озера Байкал. Зоолог. журн., 37, 2. — Вотинцев К. К. (1961). Некоторые гидрохимические показатели продуктивности Байкала. В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. — Гусева К. А. и А. Л. Ильинский. (1959). О забивании рыболовных сетей диатомовой водорослью *Melosira italica* в период зимнего «цветения» Рыбинского водохранилища. Тр. Всес. гидробиолог. общ. АН СССР, 9. — Забелина М. М., И. А. Киселев, А. И. Прошкина-Лавренко и В. С. Шешукова. (1951). Определитель пресноводных водорослей СССР, 4. — Кожов М. М. (1955). Новые данные о жизни толщи вод озера Байкал. — Кожова О. М. (1959). О распределении фитопланктона в озере Байкал. Бот. журн., 6. — Кожова О. М. (1961). О периодических изменениях в развитии фитопланктона в озере Байкал. Тр. Всес. гидробиолог. общ. АН СССР, 11. — Россолимо Л. Л. (1957). Температурный режим озера Байкал. Тр. Байкал. лимнолог. ст., 16. — Скабичевский А. П. (1929). К биологии *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl. Русск. гидробиолог. журн. 8, 4—5. — Скабичевский А. П. (1960). Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. — Сокольников В. М. (1960). О течениях и температуре воды под ледяным покровом южной части Байкала и истока р. Ангары. Тр. Байкальск. лимнолог. ст., 18. — Anonymous. (1952). Ann. Rept. E. Afr. Fish. Res. Org. — Beuschold E. (1961). Limnologische Untersuchungen am Hauptbecken der Saidenbach-Talsperre. Int. Rev. Hydrobiol., 46. — Cleve-Euler A. (1951). Die Diatomeen von Schweden und Finnland. K. Svensk. Vetens. Akad. Handl., Ser. 4, 2 (1). — Fish G. R. (1957). A seiche movement and its effect on the hydrology of Lake Victoria. Fish. Publ. London, 10. — Huber-Pestalozzi G. (1942). Das Phytoplankton des Süsswassers. Diatomeen. Binnengewässer, 16, 2, 2. — Hutchinson G. E. (1957). A Treatise on Limnology, 1. — Iles T. D. (1960). Activites of the Organization in Nyasaland. In: Jackson P. B. N., Editor, Ann. Rept., 9, 1959, Joint Fish. Org. Northern Rhodesia. — Lund J. W. G. (1954). The seasonal cycle of the plancton diatoms *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Mull. Journ. Ecol., 42. — Lund J. W. G. (1955). Further observations on the seasonal cycle of *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. subsp. *subarctica* O. Mull. Journ. Ecol., 43. — Lund J. W. G. (1960a). Phytoplancton from some lakes in northern Saskatchewan and from Great Slave Lake. Can. Journ. Bot., 40. — Lund J. W. G. (1962b). The periodicity of *Melosira islandica* O. Müll. in Great Slave Lake. Journ. Fish Res. Bd. Canada, 19. — Lund J. W. G., E. J. H. Mackereth, C. H. Mortimer. (1963). Changes in depth and time of certain chemical and physical conditions and of the standing crop of *Asterionella formosa* Hass. in the North Basin of Windermere in 1947. Phil. Trans. R. Soc. London, B, 246. — Nipcow F. (1950). Ruheformen planktischer Kieselalgen im geschichteten Schlamm des Zürichsees. Schweiz Z. Hydrol., 12. — Poltaracka J. (1960). *Melosira islandica* O. Müll. subsp. *helvetica* O. Müll. in five lakes of the surroundings of Wegorzewo. Act. Soc. bot. Polon., 19. — Ridley J. E. A. (1962). Thermal stratification in relation to phytoplancton production in Thames Valley storage reservoirs. Ph. D. Thesis, Univ. London. — Rodhe W. (1948). Environmental requirements of fresh-water plancton algae. Symb. bot. Upsaliens., 10, 1. — Talling J. F. (1957). Some observations on the stratifications of Lake Victoria. Limnol. Oceanogr., 2. — Talling J. F. The annual cycle of stratifications and phytoplancton growth in Lake Victoria (East Africa). Int. Rev. Hydrobiol. (В печати).

Пресноводная
биологическая ассоциация,
Англия.

THE ROLE OF THE TURBULENCE IN THE SEASONAL CYCLE OF SOME FRESHWATER SPECIES OF *MELOSIRA*

By J. W. G. Lun

SUMMARY

Water movements play a very important role in the seasonal cycle of the majority of the planctonic species of *Melosira*, which have been studied. Species which multiply mainly from autumn to spring do so because, for much of the period, they are kept in suspension by turbulence. If ice cover occurs they decrease in number in small lakes or those covered by snow because of the decrease in the intensity of the water movements. It is suggested that the ability of *Melosira baicalensis* to multiply under the ice of Lake Baikal is the result of the exceptionally large water movements which exist in winter and spring. Certain other species normally reach their maximum in summer or autumn, or are abundant in tropical lakes. There is evidence that their periodicity too is affected by turbulence.

ТОМ 51 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1966, № 2

УДК 528.9 : 58+63 (479.24)

Л. И. Прилипко

ОПЫТ СОСТАВЛЕНИЯ АГРОБОТАНИЧЕСКОЙ КАРТЫ АЗЕРБАЙДЖАНА

С 1 картой

(Получено 6 IX 1965)

В последние годы Отделом геоботаники Института ботаники АН АзССР проводилась работа по картированию природной растительности республики. Составлены среднемасштабные карты растительности Азербайджана (современный и восстановленный покров), изданы в «Атласе Азербайджанской ССР» (1963 г.) мелкомасштабные карты растительности, лесов, геоботанического районирования, а в 1965 г. отдельно издана карта растительности Азербайджанской ССР (современный покров) в масштабе 1 : 1 000 000; накапливается материал для дальнейшего картирования современной растительности республики в целом и для ее отдельных геоботанических и экономико-географических районов.[1] Составлены схемы деления Азербайджана на районы для целей озеленения, лесоразведения и др.

Вместе с тем в области картирования и районирования культурной растительности и флоры республики сделано еще очень мало, в то время как работы такого направления нужны и имеют несомненное практическое значение.

В связи с этим Отделом геоботаники Института ботаники АН АзССР была сделана попытка составления агроботанической карты Азербайджана. Ниже излагаются основные принципы составления этой карты.

Необходимо отметить, что к настоящему времени в СССР имеется еще очень мало карт указанного направления и принципы составления их и содержание весьма различны.

В этой связи большой интерес для нас представляет составленная Н. Н. Кецховели в 1957 г. агроботаническая карта Грузинской ССР, изданная как приложение к его работе «Зоны культурных растений в Грузии» (1957 г.). На этой карте автором выделено 8 «поясов (зон)» культурных растений Грузии, а в пределах этих поясов выделяются по несколько подпоясов. Например, для «пояса субтропических культурных растений (зон)» выделены «подпояс субтропических технических растений. Колхидская низина», «подпояс субтропического плодоводства, чаеводства. Аджаро-Гурийская низина» и еще по этому же принципу выделено 5 подпоясов.

Таким образом, на агроботанической карте Кецховели отображено деление территории Грузии на пояса или массивы по преобладанию культивируемых сельскохозяйственных растений или их сочетаний с учетом макрорельефа и вертикальной зональности.

Цель нашей работы заключалась также в делении территории Азербайджана на зоны, пояса или районы, выделяющиеся по признаку преобладания того или иного вида или группы видов сельскохозяйственных растений, чем, в свою очередь, определяется преобладание той или иной отрасли сельскохозяйственного производства. Такая карта может послужить ценным материалом для карты сельскохозяйственного районирования или сельскохозяйственной специализации и для других работ такого направления.

Одним из этапов составления агроботанической карты Азербайджана явилась работа по выявлению ботанического состава культурной флоры республики и сбору материалов по географическому размещению ведущих видов культурных растений и их роли в культурных ландшафтах.

Земледельческая культура Азербайджана имеет глубокие исторические корни, исчисляемые тысячелетиями. На протяжении многовековой истории Азербайджана на его территории постепенно слагалась культурная флора, которая с течением времени обогащалась новыми видами, создавалось множество ценнейших местных форм и сортов культурных растений.

Закавказье и, в частности, Азербайджан, является крупным самостоятельным очагом эволюции культурных растений. Культурная флора формировалась здесь, с одной стороны, на основе иноземных растений (хлопчатник, чай, фейхоа, благородный лавр, эвкалипты, бамбук и др.), а с другой стороны, на основе богатой местной флоры. Флора Азербайджана, насчитывающая свыше 4100 видов растений, является богатейшим источником новых культурных растений. Большой интерес представляют виды, связанные по своему происхождению с Главным Кавказским хребтом и особенно важное значение имеют эндемы, т. е. виды, свойственные только Кавказу, Закавказью или отдельным их регионам.

В составе фитоценозов естественной растительности — в лесах, на лугах, в степях и полупустынях, произрастает множество видов, представляющих собой, по существу, сородичей культурных растений. В Азербайджане из древесных и кустарниковых растений в диком виде встречаются: яблоня *Malus orientalis*, вишня *Cerasus mahaleb*, *C. microcarpa*, черешня *Cerasus avium*, кизил *Cornus mas*, айва *Cydonia oblonga*, лох *Elaeagnus caspica*, *E. angustifolia*, инжир *Ficus carica*, *F. hyrcana*, шелковица *Morus alba*, *M. nigra*, крыжовник *Grossularia reclinata*, мушмула *Mespilus germanica*, дикие груши *Pyrus caucasica*, *P. communis*, *P. boisseriana*, *P. salicifolia*, *P. hyrcana*, *P. syriaca* и др., алыча *Prunus divaricata*, *P. caspica*, терн *Prunus spinosa*, гранат *Punica granatum*, дикая лоза *Vitis labrusca*, *V. silvestris*, *V. vinifera*, миндаль *Amygdalus fenzliana* и другие виды, каштан *Castanea sativa*, лещина *Corylus avellana*, *C. iberica*, орех грецкий *Juglans regia*, дикая фисташка *Pistacia mutica* и др.

Из травянистых диких сородичей культурных растений в Азербайджане богато представлены сорно-полевая рожь *Secale cereale*, *S. anatolicum*, просо *Panicum miliaceum*, ряд видов диких пшениц и эгилопсов *Triticum* sp. div., *Aegilops* sp. div., дикие овсы и дикие ячмени, ряд видов дикого гороха *Pisum elatius*, *P. sativum*, *P. humile*, чечевица *Lens ervoides*, *L. orientalis*, вика *Vicia narbonensis*, и многие другие виды. Кроме того, в составе дикой флоры большое богатство эфиромасличных, лекарственных, кормовых и других полезных растений, заслуживающих введения в культуру.

На основе изучения произрастающих в Азербайджане диких видов лещины, каштана, граната, айвы, кизила и других созданы ценные местные формы и сорта культурных растений. Но впереди открываются еще бóльшие перспективы. За счет имеющегося в республике поистине золотого фонда природных растительных богатств возможно дальнейшее существенное обогащение и совершенствование культурной флоры республики. Вместе с тем разнообразие природных условий Азербайджана открывает широкие перспективы для интродукции новых культурных растений с различными экологическими требованиями.

---

[1] На территории Азербайджана выделено 10 экономико-географических районов (см.: Атлас Азербайджанской ССР, 1963, к. 167).

Прекрасно акклиматизировались в Азербайджане и заслуживают болеее широкого использования: кипарис горизонтальный, кипарис пирамидальный, кипарис лузитанский, кипарис аризонский, софора, гледичия трехиглистая, айлант, сосна приморская, дуб каменный, шелковица бумажная, мыльное дерево и др.

Весьма перспективно дальнейшее развитие интродукционной работы с параллельными экономическими исследованиями целесообразности внедрения в культуру отдельных видов интродуцентов.

К настоящему времени культурная флора Азербайджана отличается значительным богатством и разнообразием по своему происхождению.

По произведенным нами подсчетам, основной состав культурной флоры Азербайджана представлен 325 ботаническими видами, включающими несколько сотен разновидностей и форм. Указанные виды принадлежат к 70 семействам. 67% от общего числа видов культурной флоры составляют собственно сельскохозяйственные растения, а 33% принадлежат к другим хозяйственным группам (декоративные и т. д.).

Приведенное число видов культурной флоры не является полным; общее число видов культурных растений значительно больше, особенно если привлечь все виды культивируемых в республике декоративных растений (однолетних и многолетних). Однако указанным числом охватывается основной состав культурной флоры по всем природным зонам, послуживший достаточным исходным материалом для составления агроботанической карты.

Наибольшее число ботанических видов растений, культивируемых в Азербайджане, относится к семействам бобовых *Leguminosae*, розоцветных *Rosaceae*, сложноцветных *Compositae* и злаковых *Gramineae*. Богато представлены также семейства миртовых *Myrtaceae*, пасленовых *Solanaceae* и тыквенных *Cucurbitaceae*, остальные же семейства всего лишь несколькими или даже (чаще) одним ботаническим видом культурной флоры.

Интересно отметить, что и среди дикой флоры семейства *Compositae*, *Rosaceae*, *Leguminosae*, *Gramineae* выделяются богатством видов и полиморфностью.

По своему происхождению виды основного состава культурной флоры Азербайджана связаны со многими странами. Выражены связи культурной флоры Азербайджана с азиатскими странами. Так, Передняя Азия, Центральная Азия, Южная Азия, Западная Азия, Субтропическая восточная Азия дали ряд культур — *Lens ervoides*, *Beta vulgaris*, *Allium cepa*, *Hibiscus cannabinus*, *Cucumis sativus* и др. Значительный процент культурной флоры связан своим происхождением с Америкой (Северная и Южная Америка, Центральная Америка, — отсюда пришли в культуру *Carya pecan*, *Juglans nigra*, *Nicotiana tabacum*, *Zea mays*, *Arachis hypogaea*, *Helianthus annuus* и др.); богато представлены также культурные растения китайского и японского происхождения (Центральный и Южный Китай, п-ов Корея, Япония и другие — *Diospyros kaki*, *Eriobotrya japonica*, *Poncirus trifoliata*, *Thea sinensis* и др.), африканского (Южная Африка, Центральная и Восточная Африка, тропическая Африка — *Dolichos lablab*, *Lagenaria vulgaris*, *Citrullus colocinthoides* и др.), в меньшей степени — средиземноморского (*Laurus nobilis*, *Cynara scolymus*, *Chamaerops humilis* и др.), мексиканского, южноевропейского происхождения (*Iris germanica* и др.) и из других стран.

Что касается распределения по жизненным формам, то, как и следовало ожидать, наибольшее количество видов культурной флоры представлено однолетними растениями — около 40%, древесные формы, преимущественно плодовые и декоративные составляют около 30%; меньше всего кустарников и травянистых многолетников.

Приводим перечень семейств, включающих основной видовой состав культурной флоры Азербайджана, с распределением видов по жизненным формам (указывается количество видов) (см. табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Перечень семейств, включающих основной видовой состав культурной флоры Азербайджана, с распределением видов по жизненным формам (количество видов)

Семейство	Жизненные формы (количество видов)			
	деревья	кустарники	травянистые многолетники	однолетники
Aceraceae	1	—	—	—
Amaranthaceae	—	—	—	3
Amaryllidaceae	—	—	—	3
Anacardiaceae	1	—	—	—
Apocynaceae	—	1	1	—
Arabiaceae	—	2	—	—
Balsaminaceae	—	—	—	1
Basellaceae	—	—	1	—
Berberidaceae	—	1	—	—
Bignoniaceae	1	1	—	—
Bombacaceae	—	—	—	4
Calycanthaceae	—	1	—	—
Cannabaceae	—	—	—	1
Cannaceae	—	—	1	—
Caprifoliaceae	—	5	—	—
Caryophyllaceae	—	—	2	1
Celastraceae	—	1	—	—
Chenopodiaceae	—	—	1	1
Compositae	—	2	6	7
Convolvulaceae	—	—	—	1
Cruciferae	—	—	4	3
Cucurbitaceae	—	—	—	10
Cupressaceae	4	—	—	—
Ebenaceae	2	—	—	—
Elaeagnaceae	—	1	—	—
Ephedraceae	—	1	—	—
Eucommiaceae	1	—	—	—
Euphorbiaceae	2	—	—	1
Fagaceae	3	—	—	—
Geraniaceae	—	1	—	—
Ginkgoaceae	1	—	—	—
Gramineae	—	—	—	14
Hippocastanaceae	1	—	—	—
Nyctaginaceae	—	—	2	—
Jridaceae	—	—	9	—
Juglandaceae	2	—	—	—
Labiatae	—	2	1	1
Lauraceae	1	—	—	—
Leguminosae	6	12	4	18
Liliaceae	1	—	4	—
Linaceae	—	—	—	2
Lobeliaceae	—	—	1	—
Magnoliaceae	1	—	—	—
Malvaceae	1	1	2	—
Martyniaceae	—	—	—	1
Meliaceae	1	—	—	—
Moraceae	2	—	—	—
Myrtaceae	11	1	—	—
Oleaceae	1	2	—	—
Palmae	1	1	—	—
Papaveraceae	—	—	—	1
Passifloraceae	—	1	—	—
Pedaliaceae	—	—	—	1
Pinaceae	4	—	—	—
Pittosporaceae	—	1	—	—
Polygonaceae	—	—	—	2
Portulacaceae	—	—	1	—
Resedaceae	—	1	—	—
Rhamnaceae	—	1	—	—
Rosaceae	15	7	1	—
Rutaceae	4	1	1	—
Salicaceae	7	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Семейство	Жизненные формы (количество видов)			
	деревья	кустарники	травянистые многолетники	однолетники
Sapindaceae	1	—	—	—
Saxifragaceae	—	5	—	—
Scrophulariaceae	—	—	—	1
Simarubaceae	1	—	—	—
Solanaceae	—	2	1	8
Theaceae	—	1	—	—
Tropaeolaceae	—	—	—	1
Ulmaceae	2	—	—	—
Umbelliferae	—	—	2	2
Urticaceae	—	—	1	—
Verbenaceae	—	—	1	—
Violaceae	—	—	1	1
Vitaceae	—	3	—	—
Итого.	79	59	48	89

По производственному принципу, по характеру ее использования, культурная флора Азербайджана может быть подразделена на следующие группы и подгруппы (табл. 2).

Приведенное распределение в известной мере условно, так как нередко один и тот же вид культурного растения по своим свойствам может быть отнесен к нескольким группам. Например, хлопчатник — прядильное (волокнистое) и одновременно масличное растение, кукуруза является пищевой, кормовой и технической культурой, орех грецкий — пищевой и масличной и т. д.

ТАБЛИЦА 2

Группы и подгруппы культурной флоры Азербайджана по производственному признаку

Группы и подгруппы	Количество видов
Плодовые	45
Орехоплодные	10
Овощные и пряные	48
Бобовые (зернобобовые)	19
Зерновые (собственно хлебные злаки, просовидные и др.)	18
Технические (масличные, прядильные, наркотические и др.)	55
Кормовые	24
Декоративные цветочные, парковые	109

Дальнейшим этапом нашей работы было изучение приуроченности ведущих культурных растений к природным комплексам, к фитоландшафтам, что открывало возможность определения перспектив их развития.

Для этой цели мы воспользовались нашей схемой геоботанического районирования Азербайджана (Атлас. . ., 1963), на которой выделено 6 основных макрофитоландшафтов и 25 геоботанических районов. Крупные ландшафтные единицы растительного покрова (макроландшафты) выделены по признакам самой зональной растительности; они включают зональный тип растительности или несколько близких типов растительности. В пределах каждого растительного ландшафта выделены конкретные геоботанические районы.

Растительный покров Азербайджана отличается большим разнообразием, что определяется пестротой экологических условий на всей территории республики, а также геологическим прошлым всего Кавказского перешейка. В Азербайджане представлены луга, леса, степи, пустыни и своеобразная нагорно-ксерофильная растительность. Наряду с вертикальной поясностью растительности отчетливо проявляющейся на горных склонах Большого и Малого Кавказа и в Ленкоранском горном массиве, здесь местами наблюдается очень сложная комплексность растительных группировок, «мозаичность» растительного покрова.

ТАБЛИЦА 3

Распределение ведущих сельскохозяйственных растений по растительным макроландшафтам и географическим районам Азербайджана

Растительные макроландшафты	Географические районы	Ведущие сельскохозяйственные растения
I. Равнинные и предгорные пустыни и полупустыни.	Кура-Араксинская низменность, Апшерон, Подгорная Куринская равнина, отчасти Приараксинская долина.	Хлопчатник, кукуруза, хлебные злаки, люцерна, местами культура сухих субтропиков (Апшерон, центральная часть Кура-Араксинской низменности и др.).
II. Комплекс нагорных пустынь и нагорных ксерофитов.	Кобыстан, Джейранчель, Аджиноур, Диабар, Нах. АССР (среднегорный пояс).	Хлебные злаки, отчасти плодовые, эспарцет.
III. Комплекс нагорных степей, остепненных лугов и аридных редколесий.	Степное плато (Дашюз), Шемахинское нагорье, Астраханбазарское нагорье, Мардакерт-Физулинское нагорье.	Виноград, зерновые, отчасти подсолнечник, кукуруза.
IV. Низовые леса.	Худат-Хачмасская, Алазань-Агричайская, Ленкоранская низменности.	Овощные культуры, плодовые, орехоплодные, рис, чай, кукуруза.
V. Горные широколиственные леса.	Кубинский горный массив, Белокано-Исмаиллинский горный массив, Малокавказский горный массив северных и восточных склонов краевых хребтов, Ленкоранский горный лесной массив.	Плодовые, хлебные злаки, картофель.
VI. Высокогорные луга и степи.	Высокогорья Большого и Малого Кавказа (включая Нах. АССР).	Летние пастбища и сенокосы; в субальпийском поясе отчасти картофель, зерновые.

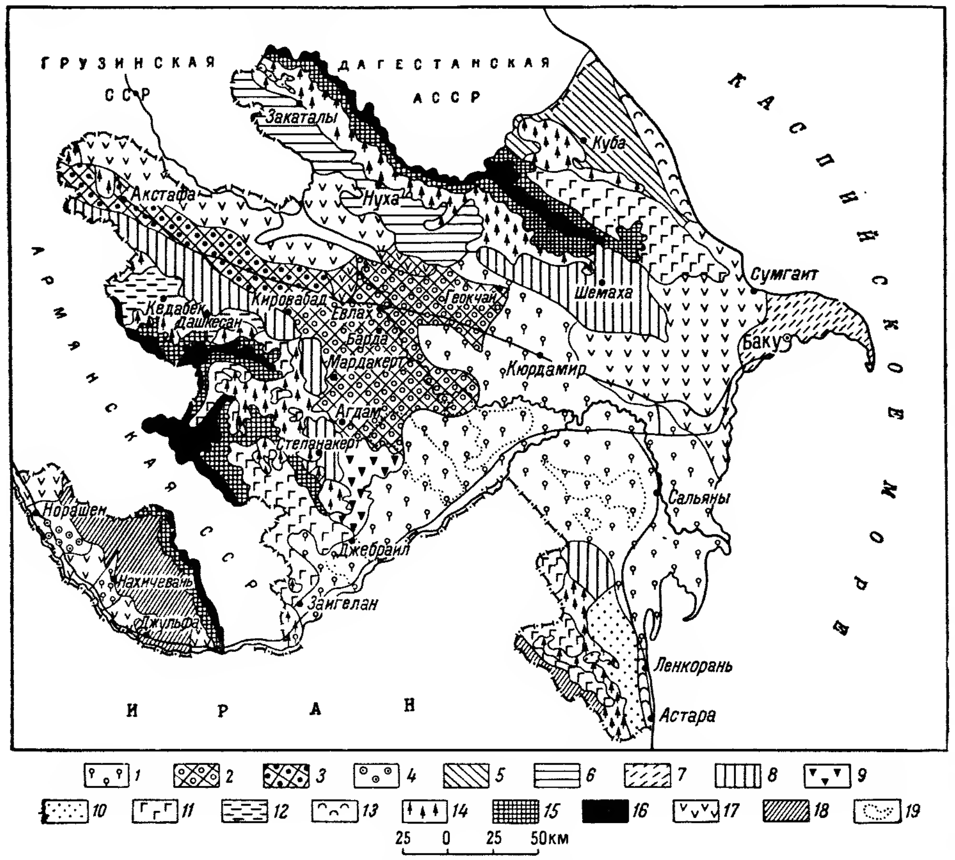
В результате изучения размещения на территории республики культурных растений выявилась приуроченность к каждому природному макрофитоландшафту определенных культурных растений. Приводим таблицу с перечнем основных фитоландшафтов, географических районов и ведущих сельскохозяйственных растений, свойственных этим ландшафтам (табл. 3).

Касаясь вертикального распространения видов культурной флоры в республике, можно отметить, что они встречаются во всех высотных поясах — от низменности с отрицательными отметками до высокогорий, исключая альпийский и нивальный пояса, где земледелие не развито.

Наибольшая видовая насыщенность культурной флоры, наибольшее разнообразие культур наблюдается в орошаемых районах низменности в зоне пустынь и полупустынь, а также в лесных районах (низменных и горных).

На каспийском побережье, расположенном ниже уровня океана, культивируются овощные и зернобобовые, а также местные сорта винограда на песках. Наиболее высоких пределов в горах Большого и Малого Кавказа достигают пшеница и картофель. Отдельные виды плодовых также поднимаются в верхнегорные пояса. В Нах. АССР абрикос поднимается до 1800—2000 м над ур. м., на этих высотах он хорошо растет и плодоносит.

Высокогорный пояс является своеобразным и значительным резервом земледелия. Опыты по возделыванию овощных растений на больших высотах Памира и в других местах показали перспективность развития высокогорного овощеводства. Крайне желательна организация исследований в этом направлении в высокогорьях Большого и Малого Кавказа. Особый интерес представляет испытание овощных растений сем. *Cruciferae* (виды *Brassica*), *Umbelliferae* и *Liliaceae*.



Агроботаническая карта Азербайджана.

Зоны (пояса) культурных растений (указаны преобладающие и перспективные для дальнейшего развития культуры): *1* — хлопчатника, отчасти хлебных злаков, бахчевых культур и бобовых (в районах пустынь и полупустынь); *2* — хлопчатника в сочетании с плодовыми культурами сухих субтропиков (гранат, фисташка, миндаль, в районах полупустынь); *3* — хлопчатника в сочетании с плодовыми культурами и виноградом (в районах полупустынь); *4* — хлопчатника и местами табака (в районах пустынь и полупустынь); *5* — плодовых культур континентальных (косточковых и семячковых), отчасти кукурузы и огородных культур (в лесных районах низменности и предгорий); *6* — плодовых культур (преимущественно орехоплодных), табака, кукурузы, отчасти риса, зерновых и огородных (в лесных районах низменности); *7* — плодовых субтропических культур сухих субтропиков (маслина, миндаль, гранат, фисташка), винограда на песках и огородных растений; *8* — винограда в сочетании с хлебными злаками; *9* — плодовых культур (особенно шелковицы) и винограда; *10* — субтропических культур влажных субтропиков (чай, благородный лавр, фейхоа, тунг); *11* — хлебных злаков; *12* — картофеля и хлебных злаков; *13* — огородных культур (томаты, баклажаны, огурцы и др.). *Зоны (пояса) природной растительности агрономического значения*: *14* — горных широколиственных лесов водоохранного и почвозащитного значения; *15* — субальпийских сенокосов и летних пастбищ; *16* — альпийских низкотравных летних пастбищ; *17* — зимних полупустынных (солянковых и полынных) и сухостепных (полынно-злаковых и бородачевых) пастбищ; *18* — горных каменистых (переходных) сухостепных пастбищ и отчасти зерновых культур (пшеница, ячмень, местами рожь); *19* — крупные массивы целинных земель, используемых под зимние пастбища (преимущественно солянковые и полынно-солянковые пустыни и полупустыни).

Проведенная работа по изучению распространения ведущих и сопутствующих им видов культурных растений по природным геоботаническим (фитоландшафтным) районам, а также по выделенным для Азербайджана 10 экономико-географическим районам (Атлас . . ., 1963), позволила подойти к основной нашей цели — делению территории республики на зоны (пояса), выделяемые по преобладанию определенных видов или групп видов культурных растений. При этом для равнинных территорий и низменностей мы применяли термин «зона», а для горных массивов — «пояс». При этом мы отмечаем, что термин «зона» принимается здесь условно, так как объем и содержание зоны не отвечает общепринятому понятию зоны в ландшафтно-географическом, физико-географическом и геоботаническом районировании.

Выделение зон и поясов производилось в отдельности по крупным физико-географическим областям Азербайджана: Большой Кавказ, Малый Кавказ, Талыш (Ленкоранская область), Кура-Араксинская низменность. В пределах каждой физико-географической области выделены зоны или пояса по преобладанию ведущих культурных растений; кроме того, естественные угодья, покрытые природной растительностью, имеющей агрономическое значение, используемые в той или иной степени в сельском хозяйстве, также выделены в самостоятельные зоны (пояса) с указанием характера использования или значения данного пояса (зоны) для сельского хозяйства. Так, например, субальпийский горный пояс с растительностью, используемой в основном для сенокошения и в качестве летних пастбищ, выделен как пояс субальпийских сенокосов и летних пастбищ. Альпийский пояс с растительностью, используемой в качестве летних пастбищ, выделен как пояс альпийских летних пастбищ. Пустынная, полупустынная, сухостепная растительность, например Джейранчёля, используемая в качестве зимних пастбищ, выделена как пояс зимних полупустынных и сухостепных пастбищ. Горные широколиственные леса, выполняющие огромную водоохранную и почвозащитную роль и тем самым имеющие большое агрономическое значение, выделены как пояс горных широколиственных лесов водоохранного и почвозащитного значения.

Зоны (пояса), выделенные по преобладанию культурных видов растений, в известной мере отражают также перспективы и потенциальные возможности дальнейшего развития культурных растений в пределах пояса, так как неиспользованные земли в этом поясе характеризуются однотипностью почвенно-климатических условий.

При составлении агроботанической карты были приняты во внимание также материалы перспективного плана развития сельского хозяйства в Азербайджанской ССР, экономическая карта Азербайджанской ССР, составленная А. М. Гаджи-заде и Ш. Д. Алиевым, а также работы И. М. Ахунд-заде (1960 г.); И. С. Сафарова, М. А. Рагимова и другие материалы.

Предлагаемое нами деление территории Азербайджана на зоны (пояса) культурной растительности и пояса природной растительности определенного агрономического значения показано на схематической агроботанической карте.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Азерб. ССР (1963). — Кецховели Н. (1957). Зоны культурных растений в Грузии. — Рагимов М. А. (1944). Районирование культуры далматской ромашки в Азербайджане. Изв. АзФАН, 9. — Рагимов М. А. (1961). О результатах интродукции лекарственных растений в Азербайджане. Тез. докл. конф. фармацевтов, М. — Рагимов М. А. (1962). Культура топинамбура в Азербайджане. Изв. АН АзССР, сер. биолог., 3. — Сафаров И. С. (1955а). К вопросу агроэкономического районирования Азерб.ССР, ДАН АзССР, X, 12. — Сафаров И. С. (1955б). К вопросу дальнейшего развития земледелия в Азерб. ССР. Тр. Инст. земледелия АН АзССР, III. — Сафаров И. С. (1964). Размещение сельскохозяйственных культур и учет природных факторов. Изв. АН АзССР, сер. биолог., 3. — Флора Азербайджана. (1950—1961). I—VIII.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова
Академии наук Азербайджанской ССР,
Баку.

A TENTATIVE AGROBOTANICAL MAP OF AZERBAIJAN

By L. I. Prilipko

SUMMARY

According to the author's data, different plants cultivated in the Arzerbajan S. S. R. are largely confined to definite macro-phyto-landscapes. Six such macro-phyto-landscapes have been established by the author within the area of ten economico-geographical districts. Ten zones (belts) of cultivated plants and two zones (belts) of natural vegetation of agricultural significance are shown in the map.

ТОМ 51 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1966, № 2

УДК 531.42 : 633.2 : 634.948 (282.251.1)

Л. А. Игнатьева

ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВОСТОЯ ЛЕСНЫХ ЦЕНОЗОВ ПРИОБЬЯ

С 2 рисунками

(Получено 12 X 1965)

Особенностью лесов лесостепной зоны и южной части лесной зоны Западной Сибири является разреженность древостоя и сильно развитый травяной ярус (Исаченко и Лукичева, 1956; Шумилова, 1962, и др.). Поэтому при изучении продуктивности и биологического круговорота в этих лесах одинаковое внимание должно уделяться как древесному, так и травяному ярусу.

В настоящей статье излагаются результаты изучения продуктивности травостоя в молодняках сосновых и лиственных лесов лесостепного Приобья.

Исследуемые леса занимают древние песчаные террасы. Сосновые насаждения являются здесь коренными, лиственные — производными. Смена растительности произошла в результате деятельности человека.

Рельеф района имеет хорошо выраженный гривисто-лощинный характер. Пробные площадки нашего исследования расположены на примыкающей к Обскому водохранилищу части водораздела рр. Зырянка и Бердь.

Почвенный покров представлен дерново-подзолистыми и серыми лесными супесчаными почвами, подстилаемыми лёссовидными суглинками.

Климатические условия 1963 и 1964 гг. можно охарактеризовать следующими данными метеостанции Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения АН СССР. Безморозный период длился в 1963 г. 120 дн., в 1964 г. 114 дн. Сумма положительных температур за этот период составила в 1963 г. 2270.4°, в 1964 г. 2503.2°; сумма осадков — в 1963 г. 277.9 мм, в 1964 г. 328.4 мм.

Работа проводилась в 1963—1964 гг. на трех постоянных пробных площадках по 0.25 га, представляющих каждую из господствующих здесь лесных формаций. В табл. 1 дана таксационная характеристика древостоя на пробных площадках.

ТАБЛИЦА 1

Таксационная характеристика древостоя на пробных площадях

Участки	Состав древостоя	Возраст	Полнота	Бонитет
Сосновый	10СедБ	30 лет	0.6	I
Березовый	10БедС	30 »	0.7	I
Березово-осиновый	8Ос2Б	20 »	0.9	II

1. Сосновый снытево-осоковый лес. Пробная площадка заложена на территории, примыкающей к Обскому водохранилищу в районе Бердского залива. Располагается в ложбине и на нижней части склона увала, в результате чего западная часть ее несколько приподнята. Микрорельеф не выражен. Почвенный покров этого участка представлен дерново-подзолистыми почвами, мощность гумусового горизонта — до 12 см.

Древостой одноярусный, одновозрастный, несколько нарушен рубкой. Возобновление под пологом леса отсутствует, куртины подроста встречаются на прогалинах за пределами пробной площади. Участок соснового леса богат различными видами кустарников. Наиболее обильны в подлеске (с отметкой sp.): *Rosa acicularis*, средняя высота 0.49 см, *Salix* — 1.49, *Fragaria alnus* — 0.90 см; с отметкой (sol.) — *Viburnum opulus*, *Padus racemosa*.

Травяной покров неоднородный, развит слабее по сравнению с другими участками, что, вероятно, можно объяснить недостатком влаги и мощным слоем подстилки — 3—5 см. Общее проективное покрытие 45%. Высота 70 см. Жизненность большинства видов можно оценить баллом 1. Всего на укосных квадратных метрах на участке зарегистрировано 42 вида. Наиболее обильны следующие виды: *Carex macroura*, *Aegopodium podagraria*, *Iris ruthenica*, *Rubus saxatilis*, *Brachypodium pinnatum*, *Equisetum pratense*. Хорошо выражена синузиальная структура травостоя: к повышениям рельефа приурочены синузии с преобладанием *Carex macroura* и *Iris ruthenica*, к понижениям — синузии с преобладанием *Aegopodium podagraria* и *Pteridium aquilinum*, к местам наибольшего накопления подстилки — *Equisetum pratense*, *Majanthemum bifolium*. Преобладают осоки и разнотравье. Характерной чертой травяного покрова является примесь видов, поселившихся в результате влияния антропогенного фактора: *Trifolium repens*, *Prunella vulgaris*, *Plantago media*, *Leucanthemum vulgare* и др.

2. Березовый хвощево-снытевый лес. Пробная площадь располагается в неглубокой лощине с общим уклоном в 2—3° к СЗ, к р. Зырянке. Почвенный покров дерново-подзолистый с гумусовым горизонтом мощностью до 20—22 см.

Как уже отмечалось, березовый лес смешанного порослевого и семенного происхождения является производным, о чем свидетельствуют старые пни сосны и одиночные 100—120-летние деревья, а также хорошее возобновление сосны вблизи этих семенников. Древостой одноярусный и одновозрастный. Возобновление березы отсутствует. Подлесок представлен единичными кустами ив.

Травяной покров березового леса имеет пестрый видовой состав. На укосных площадках учтено 46 видов, общее число видов, отмеченных на всей пробной площади — 63. Пестрота флористического состава обусловлена вторичным характером леса и постоянным воздействием антропогенного фактора. Поэтому здесь мы находим виды, сохранившиеся от сосновых боров: *Melica nutans*, *Pyrola rotundifolia*, *Majanthemum bifolium*, *Listera ovata* и виды, поселившиеся в результате пастьбы: *Prunella vulgaris*, *Trifolium repens* и др. Жизненность большинства видов 2—3. Проективное покрытие достигает 100%. Высота травостоя 100—120 см, ярусное строение хорошо выражено. Преобладают *Aegopodium podagraria*, *Equisetum pratense*, *E. silvatica*, с меньшим обилием встречаются *Dactylis glomerata*, *Brachypodium pinnatum*, *Filipendula ulmaria*, *Crepis sibirica*, *Lathyrus vernus* и др. По групповому составу преобладает разнотравье.

3. Березово-осиновый костяниково-снытевый лес. Пробная площадка заложена на выровненном водоразделе рр. Зырянка и Бердь. Микрорельеф развит слабо. Почвы дерново-подзолистые с гумусовым горизонтом мощностью до 15 см.

Осиновый лес представляет собой одноярусное одновозрастное насаждение порослевого происхождения, едва вышедшее из стадии жердняка. Деревья, отмершие в результате самоизреживания, еще стоят на корню. Значительна в древостое примесь березы более старого возраста, оставшейся от прежнего насаждения. За пределами пробной площади встречаются одиночные старые сосны, в подлеске — редкие кусты ивы.

Травяной покров однородный, проективное покрытие 85—90%, высота травостоя 100—110 см. Жизненность видов 2. При описаниях учтено около 50 видов, среди которых преобладают *Aegopodium podagraria*, *Rubus saxatilis*, обильны *Crepis sibirica*, *Pteridium aquilinum*, *Bupleurum aureum* и др. Ярусное строение травостоя хорошо выражено. Бо́льшая часть видов участвует в формировании второго подъяруса. Первый подъярус выражен слабо, в третьем — редкие куртинки *Carex macroura*, побеги *Iris ruthenica* и различные проростки. Основу травостоя образует разнотравье, участие злаков и осок незначительно.

Благодаря общности территории и происхождения травяной покров соснового, березового и березово-осинового леса имеет много общего во флористическом составе, строении и фенологическом развитии. Так, по ритму цветения мы выделяем четыре группы растений: весеннего, раннелетнего, среднелетнего и позднелетнего цветения, что согласуется с наблюдениями в березовом лесу на Шарапском стационаре, расположенном на противоположном берегу Оби (Лапшина, 1963).

При изучении накопления органической массы надземной частью травяного покрова производилось определение максимальной и полной продуктивности. Для определения полной продуктивности мы применяли несколько измененную методику В. Б. Сочавы, В. В. Липатовой и А. А. Горшковой (1962), изложенную в предыдущей нашей работе (Игнатьева, 1965).

Средний вес побегов всех видов определялся три раза в сезон. Поскольку большинство видов образует максимальную массу в период конца цветения—начала плодоношения (Смелов, 1947; Фрэй, 1962), первый раз вес побегов определялся в период плодоношения весенней группы видов и конца цветения раннелетней (июнь); второй раз — в начале плодоношения среднелетней группы (июль), и в третий раз — в начале плодоношения позднелетней группы видов (первая половина августа). Таким образом, используя зависимость между ритмом развития и массой растения, мы получали наибольший средний вес побега каждого вида с меньшими затратами труда и времени, чем при ежедекадном определении. Среднее за сезон число побегов каждого вида на 1 м² определялось только по высчитанной модели.

Работа проводилась следующим образом: три раза в сезон (в июне, июле, августе) срезалась надземная масса травостоя с площадки 1 м² в 10 повторностях. Всего за сезон на участке срезалось 30 укосов. Одновременно на этих же метровых площадках проводился подсчет числа побегов каждого вида. Все побеги одного вида, с каждой метровки отдельно, высушивались до воздушно-сухого состояния и взвешивались.

Средний вес побегов всех видов и число побегов на 1 м² для соснового леса приведены в табл. 2, для березового — в табл. 3 и для березово-осинового — в табл. 4. Полную продуктивность надземной части травяного покрова дает сумма произведений максимальных средних весов всех видов на число их побегов на 1 м² (см. в табл. 2, 3, 4).

Учет подземной массы травостоя проводился в период конца цветения—начала плодоношения среднелетней группы видов методом монолитов. Размер монолитов 25×25×10 см, повторность учета в 1963 г. была 3-кратная, в 1964 г. — 16-кратная.

Рядом авторов (Шалыт, 1950; Ковда, 1956; Андреева, 1958; Евдокимова и Рудина, 1958; Быкова и Зырин, 1960; Коротков, 1960) установлено, что максимальный запас корней травостоя, до 95%, сосредоточен в верхнем (0—30 см) слое почвы. Поэтому выемка монолитов проводилась до глубины 30 см, т. е. на глубину гумусового горизонта. Корни отмывались от земли проточной водой в мешочках из двух слоев марли. После промывки корни вручную отделялись от остающегося песка и других примесей и высушивались до постоянного веса при температуре 105°. Продуктивность надземной части травостоя (максимальная) в 1964 г. определена в березовом лесу с точностью ±7.2%, в осиновом ±11.1%, в сосновом ±14.9%. Запас подземной массы в 1963 г. определен с точностью ±11.3% в березовом, ±5.8% — в осиновом, ±18.8% — в сосновом.

Данные о продуктивности надземной части травостоя всех участков помещены в табл. 5, данные по массе подземной части травостоя (без разделения на живые и мертвые корни) — в табл. 6.

Накопление массы надземной частью травостоя соснового леса происходит в следующих количествах (рис. 1). В 1963 г. среднемесячная продуктивность травостоя в июне была равна 308 кг/га, в июле — 289 кг/га, в августе — 405 кг/га. В 1964 г. средняя месячная продуктивность составляла в июне 255 кг/га, в июле — 449 кг/га, в августе — 447 кг/га.

ТАБЛИЦА 2

Средний вес побегов всех видов и число побегов на 1 м² в сосновом лесу
(51 вид)

Вид	Среднее число побегов на 1 м²								Средний вес побега (в г)						Вес побегов вида (в г)	
	1963 г.				1964 г.				1963 г.			1964 г.			1963 г.	1964 г.
	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII		
Aegopodium podagraria	16.4	27.4	15.6	19.8	22.6	25.2	20.8	22.8	0.21	0.24	0.42	0.25	0.40	0.52	8.27	1.18
Agrimonia pilosa	0.4	0.2	1.1	0.5	0.8	0.6	1.1	0.8	1.17	0.76	0.14	0.74	0.56	0.83	0.58	0.65
Angelica silvestris	3.8	—	1.0	1.9	1.1	—	0.5	0.5	1.01	—	0.53	1.03	—	0.45	1.61	0.51
Astragalus sp.	—	—	—	—	—	0.5	—	0.1	—	—	—	—	3.0	—	—	0.30
Brachypodium pinnatum	8.6	13.9	10.0	10.8	9.5	11.8	9.9	10.4	0.04	0.05	0.02	0.06	0.11	0.12	0.86	1.24
Bupleurum aureum	3.0	0.5	0.3	1.2	0.4	0.6	0.4	0.4	0.49	0.29	2.51	0.70	1.60	2.92	3.01	1.16
Calamagrostis arundinacea	—	1.0	5.6	2.2	0.6	2.8	0.5	1.3	—	0.03	0.07	0.15	0.13	0.09	0.15	0.19
Carex macroura	—	—	—	63.9	—	—	—	49.5	—	—	—	—	—	—	9.46	8.77
C. pallescens	—	3.6	—	1.2	0.3	—	—	0.1	—	0.05	—	—	—	—	0.06	—
Cirsium heterophyllum	—	—	—	—	0.3	—	—	0.1	0.92	—	—	—	—	—	—	0.09
Crepis sibirica	—	—	—	—	—	0.2	—	—	—	—	—	1.05	—	—	—	—
Dactylis glomerata	1.4	2.3	5.2	2.9	0.1	2.4	3.7	2.0	0.12	0.24	0.09	0.15	0.32	0.14	0.69	0.64
Equisetum pratense	5.8	8.5	10.5	8.2	3.0	8.0	10.1	7.0	0.26	0.26	0.31	0.36	0.49	0.50	2.54	3.50
E. silvaticum	0.6	—	0.7	0.4	—	0.2	—	—	0.57	—	0.82	—	—	—	0.32	—
Fragaria vesca	2.1	11.8	10.7	8.2	9.2	9.5	6.8	6.1	0.26	0.11	0.10	0.08	0.24	0.13	2.13	1.46
Galium boreale	0.2	2.5	2.0	1.5	1.2	0.7	1.8	1.2	0.06	0.08	0.16	0.09	0.28	0.11	0.24	0.27
Geranium silvaticum	5.4	2.1	2.0	3.1	2.8	2.9	2.5	2.7	0.08	0.18	0.15	0.22	0.09	0.26	0.55	0.70
Hieracium umbellatum	0.6	1.3	1.0	0.9	0.6	—	0.6	0.4	0.03	0.06	0.66	0.05	—	0.08	0.05	0.03
Inula salicina	—	—	—	—	0.3	—	—	0.1	—	—	—	0.47	—	—	—	0.04
Iris ruthenica	61.2	35.3	62.2	52.9	33.1	18.4	31.0	27.5	0.05	—	0.07	0.02	0.13	0.09	3.7	3.57
Lathyrus pisiformis	0.4	0.6	0.2	0.4	0.8	0.2	0.1	0.3	0.11	0.07	0.13	0.41	0.60	0.25	0.05	0.18
Lathyrus pratense	—	—	—	—	—	0.1	0.3	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
L. vernus	0.2	2.1	1.3	1.2	1.1	1.9	0.3	1.1	0.82	0.44	0.86	0.95	0.54	1.02	1.03	1.12
Leucanthemum vulgare	—	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lysimachia vulgaris	—	—	—	—	—	0.4	0.4	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	Среднее число побегов на 1 м²								Средний вес побега (в г)						Вес побегов вида (в г)	
	1963 г.				1964 г.				1963 г.			1964 г.			1963 г.	1964 г.
	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII		
Majanthemum bifolium	32.6	—	4.0	12.2	5.0	6.3	5.4	5.5	0.06	—	0.02	0.03	0.02	0.04	0.73	0.22
Melica nutans	0.6	—	0.7	0.4	0.4	—	—	0.1	0.6	—	0.05	0.13	—	—	0.02	0.01
Origanum vulgare	—	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Plantago media	—	0.1	—	0.03	0.2	—	0.6	0.2	—	0.07	—	0.17	—	0.13	—	0.03
Pleurospermum uralense	—	—	—	—	0.9	0.3	0.9	0.7	—	—	—	0.56	0.70	0.57	—	0.49
Polygonatum officinale	1.4	0.4	0.1	0.6	0.02	0.02	0.7	0.3	0.12	0.11	0.30	0.10	0.14	0.21	0.18	0.06
Potentilla sp.	0.6	0.4	—	0.3	—	—	—	—	—	0.11	—	—	—	—	0.03	—
Prunella vulgaris	—	0.4	1.5	0.6	0.1	0.9	0.4	0.4	—	0.01	0.50	0.90	0.10	—	0.03	0.36
Pteridium aquilinum	—	0.4	—	0.1	0.3	0.6	0.7	0.5	—	4.28	4.91	3.30	4.55	0.46	0.49	3.23
Pulmonaria mollissima	0.6	0.2	0.7	0.5	0.5	0.7	0.7	0.6	0.08	0.42	0.29	0.20	0.40	0.30	0.21	0.27
Pyrola rotundifolia	—	—	—	—	—	0.2	4.0	1.4	—	—	—	—	—	—	—	—
Ranunculus monophyllus	—	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubus saxatilis	11.4	4.6	5.3	7.1	7.9	13.7	10.7	10.7	0.40	0.48	0.46	0.46	0.62	0.65	3.40	6.95
Sanguisorba officinalis	3.4	0.8	1.5	1.9	1.3	1.7	1.4	1.4	0.18	0.19	0.23	0.04	0.31	0.18	0.43	0.43
Saussurea controversa	1.0	—	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Seratulla coronata	—	—	—	—	—	0.3	0.3	0.2	—	—	—	—	—	—	—	—
Solidago virgaurea	—	1.6	2.2	1.2	1.3	0.9	1.6	1.2	0.18	0.28	0.53	0.44	0.60	0.64	0.63	0.76
Thalictrum minus	0.4	1.3	1.5	1.0	2.2	1.9	2.8	2.3	0.37	0.69	0.20	0.43	1.98	0.33	0.69	4.55
Trifolium lupinaster	0.6	0.7	0.7	0.6	0.3	0.5	0.1	0.3	0.16	0.06	0.06	0.10	0.33	0.17	0.09	0.09
Trollius asiaticus	3.8	0.9	1.2	1.9	0.9	2.6	0.8	1.4	0.31	0.46	0.30	0.24	0.43	0.61	0.87	0.85
Vicia cracca	—	0.1	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
V. sepium	1.8	2.1	1.0	1.6	0.6	0.3	—	0.3	—	0.30	0.05	0.12	0.13	—	0.48	0.03
V. unijuga	0.2	1.1	0.6	0.6	0.6	0.6	0.9	0.7	1.16	0.60	1.62	0.35	0.42	1.09	0.97	0.76
Viola hirta	—	—	—	—	—	0.9	2.1	1.0	—	—	—	—	—	—	—	—
V. mirabilis	—	—	—	—	0.4	0.2	0.5	0.3	—	—	—	0.20	0.16	0.23	—	0.06
V. montana	2.4	1.6	1.2	1.7	2.5	—	—	0.8	0.11	0.08	0.31	0.08	—	0.14	0.52	0.11
Сумма	—	—	—	214.0	—	—	—	165.0	—	—	—	—	—	—	45.07	44.86

ТАБЛИЦА 3

Средний вес побегов всех видов и число побегов на 1 м² в березовом лесу (55 видов)

Вид	Среднее число побегов на 1 м²								Средний вес побега (в г)						Вес побегов вида (в г)	
	1963 г.				1964 г.				1963 г.			1964 г.			1963 г.	1964 г.
	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII		
Aconitum boreale	—	—	—	—	1.7	—	—	0.05	—	—	—	—	—	—	—	—
A. volubile	—	0.2	—	—	—	0.1	0.4	0.1	—	0.90	—	—	0.78	0.55	—	0.07
Aegopodium podagraria	67.0	49.2	47.1	54.4	83.0	37.9	33.4	51.4	0.39	0.44	0.56	0.41	0.78	0.75	30.46	40.09
Angelica silvestris	8.2	1.7	4.2	3.0	1.2	4.1	0.8	2.0	0.56	0.55	0.44	0.63	1.41	1.48	1.68	2.96
Brachypodium pinnatum	27.4	20.5	13.9	20.6	15.1	15.8	11.2	14.0	0.05	0.10	0.16	0.25	0.21	0.31	3.29	4.34
Bupleurum aureum	1.0	4.2	4.2	3.1	1.1	2.8	1.0	1.6	0.49	0.49	0.31	0.65	0.80	2.03	1.51	3.24
Cacalia hastata	—	—	0.2	—	—	—	—	0.03	—	—	0.05	—	—	—	—	—
Calamagrostis arundinacea	3.8	11.4	11.3	8.8	7.2	7.9	6.2	7.1	0.17	0.10	0.20	0.15	0.13	0.32	1.76	2.27
Carex macroura	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4.43	—	—	—	4.43
C. pallescens	—	5.8	9.3	5.0	0.8	3.3	0.6	1.5	—	0.09	0.12	0.09	—	0.15	0.60	0.22
Cirsium heterophyllum	—	0.3	—	0.1	—	—	—	—	—	1.63	—	—	—	—	0.16	—
Crepis sibirica	5.2	4.7	4.8	4.9	3.2	3.5	2.6	3.1	0.84	0.92	1.03	1.62	1.97	2.10	5.04	6.51
Dactylis glomerata	5.6	12.8	13.7	10.7	10.8	1.80	11.4	13.4	0.33	0.28	0.27	0.37	0.55	0.45	3.53	7.37
Equisetum pratense	33.2	28.6	25.3	27.0	18.8	13.9	14.7	15.8	0.29	0.56	0.33	0.38	0.59	0.49	15.12	9.32
E. silvaticum	2.8	10.2	8.5	7.1	4.1	15.5	8.1	9.2	0.50	1.12	0.90	0.89	0.39	1.18	7.95	10.85
Festuca pratensis	—	3.1	—	1.0	—	3.0	—	1.0	—	0.09	—	—	0.10	—	—	0.10
Filipendula ulmaria	0.2	1.9	2.5	1.5	2.6	5.9	1.0	3.1	1.20	2.42	1.22	1.25	1.01	2.97	3.63	9.20
Fragaria vesca	1.2	2.0	3.3	2.1	0.1	—	0.2	0.1	0.32	0.20	0.29	0.25	—	0.51	0.67	0.05
Galium boreale	2.2	1.9	0.8	1.6	1.1	—	1.1	0.7	0.55	0.28	0.27	0.44	—	0.40	0.88	0.80
Geranium silvaticum	2.6	2.1	2.0	2.2	0.7	0.8	3.2	1.5	0.10	0.26	0.14	0.34	0.41	0.32	0.57	0.61
Heracleum dissectum	0.6	0.6	0.1	0.4	0.6	0.6	0.4	0.5	0.21	2.11	6.60	1.21	1.00	1.96	2.64	0.98
Hieracium umbellatum	—	0.2	—	—	0.2	—	0.2	0.1	—	0.50	—	0.80	—	0.59	—	0.08
Iris ruthenica	12.8	2.6	6.1	7.1	2.7	—	—	0.9	0.16	0.23	0.10	1.16	—	—	1.63	0.14
Lathyrus gmelinii	—	0.4	0.4	0.2	2.1	0.4	0.6	1.0	—	1.77	2.90	3.68	5.09	4.89	0.58	5.09
L. pisiformis	0.8	0.1	0.2	0.3	—	—	—	0.04	1.0	0.10	0.15	—	—	—	0.30	—
L. pratensis	1.6	0.2	0.1	0.6	—	—	—	—	0.13	0.35	—	—	—	—	0.21	—
L. vernus	6.2	2.7	40.0	4.3	7.4	4.1	5.3	5.6	0.27	0.74	0.70	1.03	1.12	1.34	3.18	7.50

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	Среднее числе побегов на 1 м²								Средний вес побега (в г)						Вес побегов вида (в г)	
	1963 г.				1964 г.				1963 г.			1964 г.			1963 г.	1964 г.
	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII		
Lilium martagon	0.4	0.4	0.2	0.3	0.2	—	0.1	0.1	0.37	1.40	0.40	0.90	—	0.45	0.42	0.09
Lysimachia vulgaris	0.4	—	—	0.1	—	—	—	—	0.07	—	—	—	—	—	—	—
Majanthemum bifolium	—	1.5	—	0.5	—	—	—	—	—	0.02	—	—	—	—	0.01	—
Melica nutans	—	0.2	0.4	0.2	—	—	—	—	—	0.10	0.40	—	—	—	0.08	—
Origanum vulgare	—	0.7	—	0.2	0.2	—	—	0.06	—	0.14	—	0.35	—	—	0.02	0.02
Phleum pratense	—	—	—	—	0.1	0.2	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Ptarmica impatiens	—	—	0.3	0.1	0.2	—	0.5	0.2	—	—	0.13	0.21	—	0.58	0.01	0.11
Pleurospermum uralense	—	0.3	0.2	0.1	0.2	—	0.3	0.1	—	1.10	0.25	0.67	—	0.81	0.11	0.08
Polygonatum officinale	0.6	0.6	0.1	0.3	0.4	0.2	0.1	0.2	0.11	0.16	0.90	0.64	0.24	0.75	0.27	0.15
Poa pratensis	3.8	—	0.2	1.3	—	—	—	—	0.11	—	0.05	—	—	—	0.14	—
Prunella vulgaris	—	—	—	—	—	0.1	—	0.03	—	—	—	—	0.10	—	—	—
Pulmonaria mollissima	1.2	0.6	2.0	1.2	1.3	1.2	1.3	1.2	0.36	0.35	0.54	0.66	0.68	1.02	0.64	1.22
Pyrola rotundifolia	—	0.7	1.1	0.6	—	—	—	—	—	0.14	0.09	—	—	—	0.08	—
Ranunculus monophyllus	—	1.8	0.3	0.7	0.1	—	—	0.03	—	0.02	0.03	0.03	—	—	0.02	0.01
Rubus saxatilis	3.4	8.2	6.8	6.1	9.1	6.4	1.4	5.6	0.27	0.40	0.43	0.41	0.68	0.58	2.62	3.80
Sanguisorba officinalis	0.4	—	0.2	0.2	0.4	0.6	—	0.3	0.10	—	0.25	0.42	0.66	—	0.05	0.19
Solidago virgaurea	0.4	0.3	—	0.2	—	—	—	—	0.85	0.43	—	—	—	—	0.17	—
Thalictrum minus	1.0	0.2	0.7	0.6	0.1	—	0.3	0.1	0.83	0.45	0.58	1.65	—	2.25	0.49	0.22
Trifolium lupinaster	—	0.1	0.5	6.2	0.2	—	0.3	0.1	—	0.20	—	0.58	—	0.58	0.04	0.05
T. pratense	—	—	—	—	0.5	—	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Trollius asiaticus	1.6	2.9	2.8	2.4	3.0	6.5	3.1	4.2	0.68	1.30	0.71	0.65	0.90	0.79	3.12	3.78
Vicia sepium	—	—	—	—	0.9	—	—	0.3	—	—	—	—	—	—	—	0.14
V. silvaticum	4.4	5.5	3.0	4.3	7.0	2.8	0.5	34.0	0.16	0.33	0.37	0.33	0.52	0.87	1.59	2.95
V. unijuga	—	0.6	—	0.2	1.4	1.4	0.3	1.0	—	0.31	—	0.15	0.30	3.31	0.06	3.31
Viola mirabilis	4.6	1.8	2.1	2.8	2.3	0.3	0.3	0.9	0.84	0.45	1.17	0.87	2.98	1.33	3.27	2.68
Viola sp.	—	—	—	—	—	0.3	2	0.1	—	—	—	—	0.53	—	—	0.15
V. montana	—	—	—	—	—	8.9	—	2.9	—	—	—	—	0.11	—	—	0.31
Сумма	—	—	—	188.6	—	—	—	155.2	—	—	—	—	—	—	98.6	134.8

ТАБЛИЦА 4

Средний вес побегов всех видов и число побегов на 1 м² в березово-осиновом лесу (350 видов)

Вид	Среднее число побегов на 1 м²								Средний вес побегов (в г)						Вес побегов вида (в г)	
	1963 г.				1964 г.				1963 г.			1964 г.			1963 г.	1964 г.
	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII		
Aegopodium podagraria	72.1	30.5	44.3	48.9	53.8	34.3	34.2	40.7	0.58	1.12	0.76	0.55	1.02	0.93	54.76	41.51
Angelica silvestris	0.6	1.2	0.4	0.7	1.9	1.6	0.6	1.3	0.14	0.15	0.21	2.29	2.67	1.78	0.80	3.47
Brachypodium pinnatum	0.1	1.7	6.4	3.0	0.1	7.0	1.0	2.7	0.15	—	0.07	0.14	0.10	0.41	0.45	1.10
Bupleurum aureum	1.1	3.2	6.0	3.4	1.9	0.8	2.0	1.5	1.57	0.72	0.40	2.68	1.95	1.32	5.33	4.02
Cacalia hastata	—	—	—	—	0.5	—	—	0.1	—	—	—	0.1	0.27	—	—	0.03
Calamagrostis arundinacea	1.5	6.0	2.1	3.2	3.8	3.2	6.1	4.3	0.15	0.15	0.16	0.16	0.18	0.19	0.48	0.84
Crepis sibirica	1.8	5.5	2.8	3.3	2.9	3.1	2.1	2.7	0.83	1.81	1.49	1.01	1.87	1.66	4.91	5.04
Cypripedium sp.	—	—	—	—	—	0.2	—	0.06	—	—	—	—	0.19	—	—	0.01
Dactylis glomerata	3.3	6.1	1.8	3.7	3.6	2.0	4.8	3.4	0.17	0.26	0.13	0.44	0.39	0.31	0.96	1.49
Galium boreale	2.8	1.1	2.0	1.9	2.4	2.2	0.6	1.7	0.04	0.31	0.12	0.19	0.31	—	0.58	0.52
Geranium silvaticum	0.6	3.2	0.4	1.4	2.8	1.3	—	1.3	0.59	0.30	0.12	0.24	0.23	—	0.82	0.31
Heracleum dissectum	0.3	0.1	0.2	0.2	0.3	0.6	0.5	0.4	4.34	0.69	3.30	2.59	6.57	3.13	0.86	2.62
H. umbellatum	0.8	0.2	0.8	0.6	—	—	0.7	0.2	0.04	0.80	0.20	—	—	0.73	0.48	0.14
Inula salicina	—	—	—	—	1.5	0.3	—	0.6	—	—	—	0.22	0.40	—	—	0.73
Iris ruthenica	0.5	5.6	18.0	8.0	8.6	8.6	—	5.7	0.02	0.15	0.11	0.09	0.08	—	1.20	0.51
Lathyrus pisiformis	—	—	—	—	0.2	0.4	—	0.2	—	—	—	0.13	0.80	—	—	0.16
L. pratense	—	—	—	—	0.1	—	—	0.03	—	—	—	0.35	—	—	—	0.01
L. vernus	1.8	1.1	2.9	1.9	2.0	0.9	1.0	1.3	0.6	0.91	0.76	0.95	0.95	1.76	1.72	2.28

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Вид	Среднее число побегов на 1 м²								Средний вес побега (в г)						Вес побегов вида (в г)	
	1963 г.				1964 г.				1963 г.			1964 г.			1963 г.	1964 г.
	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	средн.	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII		
Lilium martagon	—	—	—	—	0.4	—	—	0.1	—	—	—	0.21	—	—	—	0.02
Lysimachia vulgaris	—	—	—	—	—	0.4	—	0.1	—	—	—	—	0.17	—	—	0.01
Majanthemum bifolium	1.6	1.1	3.7	2.1	3.0	3.9	0.2	2.3	0.60	0.02	0.03	0.02	0.02	0.03	1.26	0.06
Pleurospermum uralense	—	—	—	—	1.1	0.5	0.3	0.6	—	—	—	0.84	0.12	0.53	—	0.50
Polygonatum officinale	—	—	—	—	0.5	1.6	1.8	1.3	—	—	—	0.91	0.30	0.86	—	1.18
Pteridium aquilinum	1.0	0.8	1.4	1.0	0.6	2.2	1.4	1.4	7.54	13.37	12.29	98.32	10.61	7.27	13.37	14.85
Pulmonaria mollisima	—	—	—	—	1.4	0.5	0.8	0.9	—	—	—	1.10	0.36	1.48	—	1.33
Rubus saxatilis	5.3	17.3	14.4	15.6	16.6	16.8	12.5	15.3	0.86	0.65	0.34	0.57	0.53	0.65	13.41	9.94
Sanguisorba officinalis	—	—	—	—	0.8	1.3	0.2	0.7	—	—	—	0.28	0.21	0.53	—	0.37
Solidago virgaurea	—	—	—	—	0.3	0.2	0.1	0.2	—	—	—	0.63	0.40	0.64	—	0.12
Thalictrum minus	—	—	—	—	0.4	0.3	—	0.2	—	—	—	0.76	0.32	—	—	0.15
Trifolium lupinaster	—	—	—	—	0.1	0.4	—	0.1	—	—	—	—	0.56	—	—	0.05
Trollius asiaticus	10.0	2.8	1.7	4.8	1.4	3.0	1.4	1.9	0.57	0.35	0.36	0.49	0.56	1.51	2.73	2.86
Vicia sepium	5.5	1.5	2.6	3.2	2.7	2.5	0.8	2.0	0.19	0.31	0.30	0.41	0.35	0.50	0.89	1.00
V. silvatica	—	—	—	—	2.3	—	1.0	1.1	—	—	—	0.88	0.50	—	—	0.96
V. unijuga	—	—	—	—	1.3	1.6	0.6	1.1	—	—	—	1.46	1.67	0.97	—	1.83
Viola montana	—	—	—	—	—	0.4	0.1	0.1	—	—	—	—	0.06	0.26	—	0.02
Сумма	—	—	—	106.9	—	—	—	97.6	—	—	—	—	—	—	105.0	104.9

ТАБЛИЦА 5

Продуктивность надземной части травяного покрова на пробных площадях (вес в г/м² воздушно-сухого вещества, превышение в процентах)

Участки	Продуктивность					Превышение полной продуктивности над максимальной	
	максимальная		полная		средняя		
	1963 г.	1964 г.	1963 г.	1964 г.		1963 г.	1964 г.
Сосновый	40.5	44.9	45.1	44.9	45.0	10.4	0
Березовый	88.7	123.9	98.6	134.9	116.7	8.2	10.1
Березово-осиновый	70.0	87.3	105.0	104.9	104.9	33.4	16.8

На основании этих данных можно сказать, что в 1964 г. наблюдалось небольшое увеличение максимальной продуктивности. Полная продуктивность (табл. 5) на этом участке в 1963 г. была 451 кг/га, в 1964 г. — 449 кг/га. В 1963 г. превышение полной продуктивности над максимальной равно 10.4%, в 1964 г. полная продуктивность была равна максимальной.

На участке березово-осинового леса в 1964 г. зарегистрирован следующий ход среднемесячной продуктивности: июнь 740 кг/га, июль 872 кг/га, август 658 кг/га. В 1963 г. максимум, 700 кг/га, приходился на август (рис. 1). Сравнивая полученные данные, мы можем сказать, что максимальная продуктивность более влажного 1964 г. выше, чем в засушливом 1963 г. Полная продуктивность в 1963 г. равна 1050 кг/га, в 1964 — 1049 кг/га (табл. 5). Величина полной продуктивности, как и на предыдущем участке, почти не изменилась. Превышение полной продуктивности над максимальной в 1963 г. равно 33.4%, в 1964 г. — 16.8%, т. е. несколько уменьшилось.

ТАБЛИЦА 6

Масса подземной части травостоя на пробных площадях (в кг/га высушенного при 105° вещества)

Год	Участки		
	осиновый	березовый	березово-осиновый
1963	3950	5230	3040
1964	3400	4577	5670
Среднее	3675	4903	4355
Опад	1225	1634	1452

На участке березового леса в 1963 г. максимальная продуктивность надземной части травостоя зарегистрирована в июне и составляла 887 кг/га. В июле продуктивность немного снизилась, до 884 кг/га, в августе до 861 кг/га. Амплитуда изменения продуктивности при этом не выходила за пределы 800 кг/га. Эти данные совпадают с приведенными Е. И. Лапшиной (1963) для березового леса Шарапского стационара. В 1964 г. нами наблюдался следующий ход среднемесячной продуктивности: июнь — 999 кг/га, июль — 1239 кг/га, август — 916 кг/га. Максимум совпал с периодом наивысшего развития травостоя. Таким образом, максимальная продуктивность в 1964 г. была выше, чем в 1963 г. (рис. 1). Полная продуктивность (табл. 5) в 1963 г. — 986 кг/га, в 1964 г. — 1349 кг/га, т. е. она, так же как и максимальная, была более высока в 1964 г. Превышение полной продуктивности над максимальной в 1963 г. составляло 8.2%, а в 1964 г. — 10.1%.

Подытожим вышеизложенное. Надземная часть травяного покрова березового леса синтезирует [1] наибольшую массу органического вещества — 1041 кг/га. К этой величине близка продуктивность надземной части травостоя березово-осинового леса — 950 кг/га. В сосновом лесу продуктивность надземной массы травяного покрова в два с лишним раза меньше, чем на участках лиственных лесов — 406 кг/га. Одинаково это проявляется как при определении полной, так и максимальной продуктивности (рис. 1 и 2).

---

[1] В дальнейшем мы будем пользоваться данными полной продуктивности, средними за два года, пересчитанными с воздушно-сухого на высушенное при 105° вещество.

Из рисунков видно, как влияют климатические условия года на накопление массы надземной частью травостоя. Продуктивность полная в березовом лесу и максимальная продуктивность на всех участках в 1964 г. была выше, чем в засушливом 1963 г. Динамика массы, судя по среднему за месяц укосу, прослеживается почти одинаково на всех участках только в 1964 г. (рис. 1). Максимальный вес укоса был получен на всех участках в июле — месяце наивысшего развития травостоя.

Годичные колебания максимальной продуктивности значительно выше колебаний полной продуктивности. На участках березово-осинового и соснового леса полная продуктивность этих двух лет практически не изменилась. Установить какие-либо закономерности в превышении полной продуктивности над максимальной не удалось. Наибольшее расхождение между величинами полной и максимальной продуктивности наблюдалось в березово-осиновом лесу: 16.8—33.4.

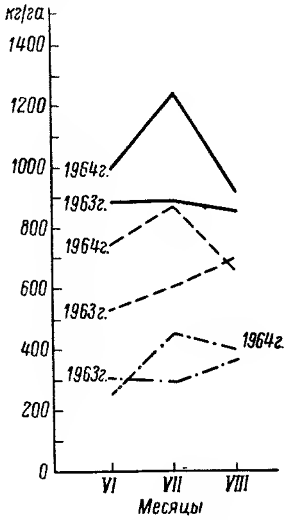


Рис. 1. Среднемесячная продуктивность надземной части травостоя (в кг/га воздушно-сухого вещества).

Сплошная линия — березовый лес; прерывистая линия — березово-осиновый лес; пунктирная линия — сосновый лес.

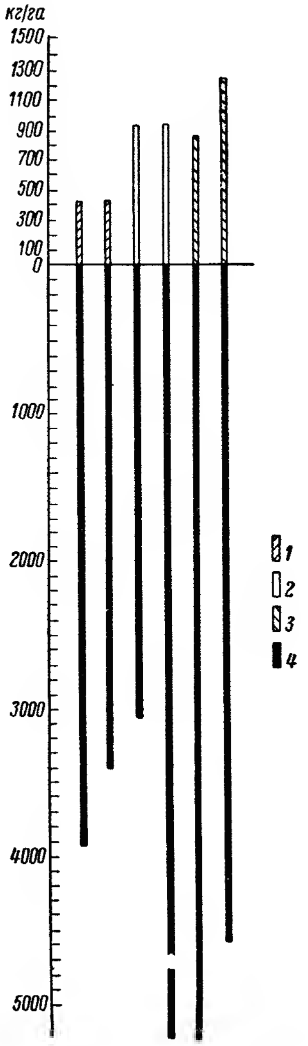


Рис. 2. Структура и запас биомассы травяного покрова (в кг/га высушенного при 105° вещества).

1 — сосновый лес, надземная часть; *2* — березово-осиновый лес, надземная часть; *3* — березовый лес, надземная часть; *4* — подземная часть травостоя.

Характеризуя накопление массы подземной частью травостоя, мы можем сказать следующее (табл. 6). В 1963 г. наибольшая масса корней была отмечена на участке березового леса — 5230 кг/га, в 1964 г. на участке березово-осинового леса — 5670 кг/га. Наименьший запас корней был в 1963 г. — на участке березово-соснового леса, 3040 кг/га. Как видно, существует прямо пропорциональная зависимость между накоплением подземной и надземной массы. В 1964 г. на участках соснового и березового леса подземная масса травостоя заметно уменьшилась, вследствие уменьшения питательных веществ в корнях, что, возможно, является следствием засушливости этого года. Основная масса корней трав сосредоточена в гумусовом горизонте 0—30 см. В оподзоленный эллювиальный горизонт проникают лишь отдельные корневища хвоща и папоротника-орляка. Более равномерно по профилю, а значит и глубже распространяются корни травостоя березово-осинового леса (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

Распределение корней по почвенному профилю и соотношение надземной и подземной части травостоя на пробных площадках

Участки	Глубина (в см)	Количество корней (в % к общему количеству)	Вес корней (в кг/га)	Вес надземной массы (в кг/га)	Количество подземных частей, приходящихся на одну надземную
Сосновый	0—10	63.7	3675	406	1 : 9.0
	10—20	27.0			
	20—30	9.1			
Березовый	0—10	78.8	4903	1041	1 : 4.7
	10—20	12.2			
	20—30	18.8			
Березово-осиновый	0—10	52.5	4355	950	1 : 4.5
	10—20	35.0			
	20—30	12.5			

Объединив данные продуктивности надземной и подземной части, получаем общий запас фитомассы травостоя (табл. 8). В сосновом лесу он равен 4081 кг/га, в березово-осиновом — 4355 кг/га, в березовом — 5944 кг/га. Наибольшую массу синтезирует травостой березового леса, что объясняется, по-видимому, более благоприятными условиями влажности и освещения.

Бо́льшая часть фитомассы приходится на долю подземной части травостоя, она дает 82—90%, а надземная часть составляет 10—18% всего запаса фитомассы. Превышение веса подземной части над надземной ча-

ТАБЛИЦА 8

Динамика органического вещества в травяном покрове на пробных площадях (в кг/га и процентах высушенного при 105° вещества)

Участок	Часть фитомассы	Запас		Опад		Удерживается	
		в кг/га	в %	в кг/га	в %	в кг/га	в %
Сосновый	Надземная . . .	406	10	406	25	—	—
	Подземная . . .	3675	90	1225	75	2450	100
	Всего	4081	100	1631	100	2450	100
	То же, %	—	100	—	40	—	60
Березовый	Надземная . . .	1041	18	1041	39	—	—
	Подземная . . .	4903	82	1634	61	3269	100
	Всего	5944	100	2675	100	3269	100
	То же, %	—	100	—	45	—	55
Березово-осиновый	Надземная . . .	950	18	950	40	—	—
	Подземная . . .	4355	82	1452	60	2903	100
	Всего	5305	100	2402	100	2903	100
	То же, %	—	100	—	45	—	55

стью травостоя было отмечено рядом авторов: Д. М. Андреевой (1958) на суходольных лесных лугах, Т. И. Евдокимовой и Л. А. Рудиной (1958), Л. Н. Быковой и Н. Г. Зыриным (1960) на пойменных лугах лесной зоны, Н. И. Базилевич (1962) на остепненных лугах Западной Сибири. Приводим их данные, характеризующие соотношение надземной части и корней: по Т. И. Евдокимовой и Л. А. Рудиной — 1 : (2—3.5), Н. И. Базилевич — 1 : (2—3), Д. М. Андреевой — 1 : (1.3—2.3). Данные структуры фитомассы лугов мы берем для сравнения потому, что нет соответствующих данных по травостою лесных ценозов. Основу травостоя в том и другом случае составляют мезофильные гемикриптофиты и криптофиты.

На наших участках (табл. 7) структура фитомассы травостоя березового и березово-осинового леса одинакова. На одну часть надземной массы приходится 4.5—4.7 части подземной. Травостой соснового леса несколько отличается от предыдущих по структуре фитомассы, на одну часть надземной массы здесь приходится 9.0 частей подземной. Увеличение доли корневой массы в общем запасе фитомассы может быть вызвано возросшей ксерофитностью травяного покрова (Базилевич, 1962). Меньшая высота травостоя, величины проективного покрытия и жизненность видов могут служить косвенным подтверждением этого.

Данные по фитомассе, ежегодно поступающей в опад и удерживаемой в травостое, а также по структуре опада приведены в табл. 8. Как видно из таблицы, в результате отмирания растений [1] в почву поступает значительное количество органического вещества. Величина опада прямо пропорциональна запасу фитомассы травяного покрова. Поэтому наибольшее количество органического вещества, отчуждаемого в почву, дает травостой березового леса, наименьшее — соснового.

Структура опада различных типов леса неодинакова. На участках березово-осинового и березового леса в опаде значительную роль играет надземная часть травостоя, здесь она дает немногим меньше половины всей массы опада. Иная структура опада соснового леса, в нем надземная часть травостоя составляет всего 25%. В целом по всем участкам отмечается преобладание подземной части в общей массе опада.

Ежегодно в подземной части травостоя остаются большие запасы органического вещества. В березовом и березово-осиновом лесу удерживается 55% всего запаса фитомассы, в сосновом — 60%.

В заключение можно сказать следующее.

Фитомасса травяного покрова исследуемых типов леса составляет: в сосновом лесу 4081 кг/га, в осиново-березовом 5305 кг/га, в березовом 5944 кг/га органического вещества.

Подземная часть травостоя дает 82—90%, т. е. бо́льшую часть всего запаса фитомассы. Из этого вытекает необходимость учета корней травостоя при изучении биологического круговорота лесных ценозов.

Ежегодно с опадом поступает в почву: в сосновом лесу 1631 кг/га, в березовом 2675 кг/га, в осиновом 2402 кг/га органического вещества.

Из трех одновозрастных лесных ценозов березовый лес формирует наиболее развитый травостой. Сосновый лес отличается наименее развитым травостоем.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Д. М. (1958). К характеристике зольного обмена между травянистой растительностью и почвой на суходольных лугах лесной зоны. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., 15. — Базилевич Н. И. (1962). Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземных, каштановых почвах и солонцах. В сб.: Проблемы почвоведения. — Быкова Л. Н., Н. Г. Зырин. (1960). Значение корней травянистой растительности в круговороте азота и зольных элементов. Вестн. МГУ, VI, 3. — Евдокимова Т. И., Л. А. Рудина. (1958). Роль травянистой растительности в почвообразовательном процессе в условиях поймы р. Москвы. Почвоведение, 9. — Игнатьева Л. А. (1965). Определение продуктивности надземной части травостоя березово-осинового леса. Изв. СО АН СССР, сер. биолог. — Исаченко Т. И., А Н. Лукичева. (1956). Березовые и осиновые леса. В сб.: Растительный покров СССР, I. — Ковда В. А. (1956). Минеральный состав растений и почвообразование. Почвоведение, I. — Коротков А. А. (1960). Изменение дерново-подзолистых почв под луговой растительностью. Почвоведение, 9. — Лапшина Е. И. (1963). Березовые леса лесостепи юго-востока Западной Сибири. Тр. Центр. сибирск. бот. сада СО АН СССР, 6. — Смелов С. П. (1947). Биологические основы луговодства. — Сочава В. Б., В. В. Липатова, А. А. Горшкова. (1962). Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. журн., 4. — Фрэй Т. Э. А. (1962). О методике определения полной продуктивности надземной части травяного покрова. Доклад на координационном совещании по изучению растительности Сибири и Дальнего Востока. — Шалыт М. С. (1950). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6. — Шумилова Л. В. (1962). Ботаническая география Сибири.

Центральный сибирский
ботанический сад
Сибирского отделения
Академии наук СССР, Новосибирск.

THE SWARD PRODUCTIVITY IN THE WOOD COENOSES OF THE RIVER OB AREA

By L. A. Ignatiyeva

SUMMARY

The productivity of swards was studied in three types of woods in the forest-steppe zone of the Ob Area. It has been established that among the three types of stands of about equal age, density and quality, under similar site-conditions, the greatest amount of green matter develops in birch woods and the smallest amount in pine woods. The method of determining the productivity of the superterranean part of the sward alone gives somewhat understimated data as compared to the method of determining the total productivity.

---

[1] Поступающими в опад, согласно Н. И. Базилевич (1962), считаем всю массу надземной части и 1/3 массы подземной части травостоя.

УДК 576.3 : 582.572.2 (479)

Н. Д. Агапова

ЦИТОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ СЕКЦИИ *ORNITHOGALUM* РОДА *ORNITHOGALUM* L.

С 1 картой и 4 таблицами рисунков

(Получено 8 VI 1965)

По данным И. М. Крашенинникова (1935) и А. А. Гроссгейма (1940), на Кавказе встречается 11 видов типовой секции рода *Ornithogalum* L. известной в литературе больше под названием *Heliocharmos* (Bak.) Benth. et Hook. f. За исключением *O. tenuifolium* Guss., распространенного в Европе, остальные виды являются эндемами Кавказа. Однако список этих видов нуждается в уточнении, так как в систематике рода *Ornithogalum* L. вообще и его кавказских представителей в частности много неясного и спорного. Достаточно сказать, что в первом издании «Флоры Кавказа» Гроссгейма (1928) почти все виды секции *Ornithogalum* приводятся под другими названиями. Это обстоятельство не случайно. Сходство близких видов по таким признакам, как размеры растений, число цветков в соцветии, строение цветков (относительные размеры частей цветка), относительные размеры брактей и цветоножек, число и размеры листьев и т. п., неизбежно порождает ошибки в определениях. А между тем систематики часто основывались именно на таких признаках, поскольку иные, более надежные признаки, качественные, нельзя увидеть на гербарных образцах, так как они полностью исчезают при высушивании растений. По этой причине работа с гербарием представляет значительные трудности, даже хорошие виды иногда не поддаются определению. Исследования Захариади (Zahariadi, 1962) показали, что для систематики видов секции *Ornithogalum* (Захариади рассматривает эту секцию как подрод *Heliocharmos* Bak., принимая систему Бекера полностью) наиболее существенными признаками являются следующие: строение коробочки, анатомия завязи, листа, луковицы. Однако все эти признаки можно изучить только на живых растениях. Поэтому исследователю, занимающемуся систематикой рода *Ornithogalum* L., необходимо работать с живым материалом. Еще одним ценным таксономическим признаком может быть кариотип; как показали цитологические исследования, виды *Ornithogalum* различаются по числу и морфологии хромосом. Изучение картиотипа во многих случаях может помочь решению спорных вопросов внутриродовой систематики этого рода, на что указывалось в литературе (Neves, 1952). Поэтому, занимаясь систематикой кавказских видов птицемлечника, мы изучали кариотипы наряду с морфологическими и анатомическими признаками.

В этой статье мы попытаемся уточнить систематическое положение некоторых кавказских представителей секции *Ornithogalum*.

Материал и методика

Материалом исследования послужили сборы автора, сделанные весной 1963 и весной 1964 г. в Аштаракском районе Армянской ССР (*O. transcaucasicum* Miscz. ex Grossh.), в Ленкорани, Лерикском и Исмаиллинском районах Азербайджанской ССР (*O. sintenisii* Freyn), в Бакуриани, на пер. Цхра-Цхаро в Грузинской ССР (*O. balansae* Boiss). Кроме того, был использован материал, любезно предоставленный в наше распоряжение З. Т. Артюшенко (сборы *O. balansae* в Зап. Закавказье: Авадхара, Красная поляна) и Я. И. Мулкиджаняном (сборы *O. transcaucasicum* в Разданском районе Армянской ССР), которым я выражаю искреннюю благодарность.

Изучение признаков внешней морфологии и анатомического строения листа производилось на живом материале, луковицы препарировались без предварительной фиксации.

При цитологических исследованиях нами применялась методика давленых препаратов. Луковицы проращивались на растворе Кнопа, корни обрабатывались в течение 4—6 часов 1%-м раствором колхицина, фиксировались фиксатором 5 : 1 : 1 : 1 по Батталиа (Battaglia, 1957а), окрашивались по Фельгену с применением холодного гидролиза по методу Батталиа (1957б) и раздавливались в 45%-й уксусной кислоте. Затем после проводки через бутиловый спирт и ксилол (по 5—10 минут) приготовлялись постоянные препараты. Рисунки хромосом выполнялись при увеличении 1800 с помощью рисовального аппарата. При характеристике кариотипа учитывались следующие признаки: 1) число хромосом, 2) распределение хромосом по морфологическим группам (по относительной длине и степени асимметрии), 3) характер спутничной хромосомы (относительная длина и степень асимметрии, размеры спутника по отношению к длине «тела»), 4) соотношение самой длинной и самой короткой хромосом набора. Относительная длина хромосом и степень асимметрии (отношение длинного плеча к короткому) подсчитывались для каждой хромосомы пластинки на 7—10 метафатических пластинках. Затем вычислялась средняя относительная длина и среднее отношение плеч, характеризующее данный кариотип. Необходимо отметить, что во многих случаях гомологичные хромосомы плохо идентифицируются, поэтому приходится выделять группы из нескольких пар хромосом, близких по размеру и по степени ассимметрии. Как правило, хорошо идентифицируются самые длинные хромосомы (одна пара — метацентрические или субметацентрические хромосомы, присутствующие в каждом наборе), а также пара спутничных хромосом. Иногда спутничные хромосомы трудно отличить от хромосом, близких по размеру и по месту первичной перетяжки. Это происходит в тех случаях, когда спутник очень мал и в результате сокращения спутничной нити притянут к «телу» хромосомы.

Результаты исследования

O. transcaucasicum Miscz. ex Grossh. В первом издании «Флоры Кавказа» Гроссгейм (1928) приводит в ключе описание нового южнозакавказского эндема — *O. transcaucasicum* Miscz. с примечанием «ined» (ineditum). Однако полный диагноз этого вида так и не был опубликован его автором П. И. Мищенко, поэтому в дальнейшем сам Гроссгейм и другие ботаники (Крашенинников, 1935; Гроссгейм, 1940) ссылаются на описание во «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1928) как на первоисточник. Тип вида, собранный в Армении (оз. Севан), по-видимому, утерян, как и весь гербарий Мищенко. Между тем *O. transcaucasicum* — довольно характерный вид, хотя в гербарии его часто неправильно определяют как *O. balansae* Boiss. и *O. schmalhausenii* Alb. Собранные в 1963 г. в Армении (гора Арагац, 2500 м) растения, несмотря на отсутствие типа, только по описанию во «Флоре Кавказа» (Гроссгейм, 1928) можно с уверенностью отнести к этому виду. Считаем возможным также использовать собранный материал для выделения неотипа *O. transcaucasicum*.

Неотип: Армянская ССР, Аштаракский район, гора Арагац (2500 м), пастбище, 17 июля 1963 г., цв., Н. Д. Агапова. (Хранится в гербарии Ботанического института АН СССР в Ленинграде).

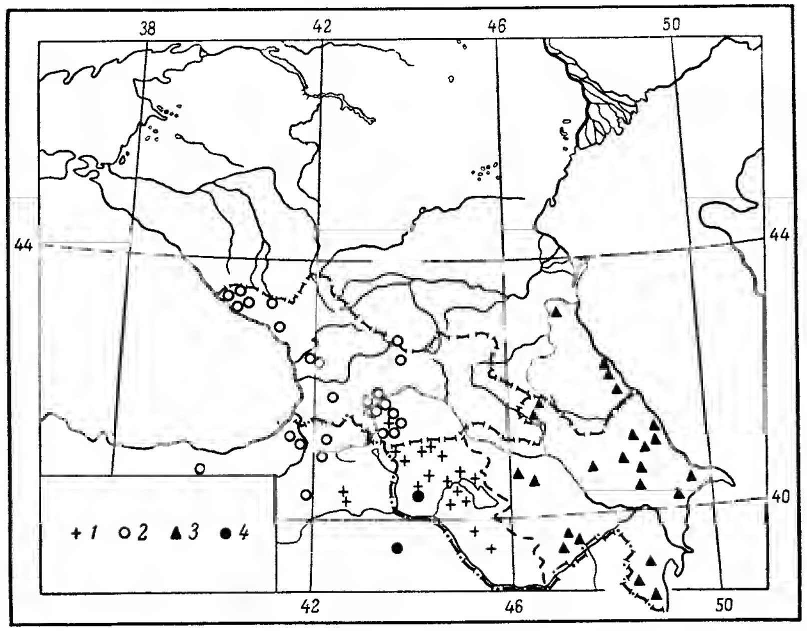
Луковица небольшая, до 2.5 см в высоту и 1.5 см в ширину, состоит из двух туникатных чешуй, не сросшихся между собой (табл. 3, *А*). Стебель невысокий — 9 см (от 5.2 до 20 см). Листьев 2—3 (4), голые, зеленые, со светлой полосой на внутренней стороне — на поперечном срезе листа палисадная ткань соответственно прерывается (табл. 4, *А*), желобчатые до плосковатых, внезапно заостренные, ширина в среднем 0.5 см (от 0.2 до 1.1 см), длина 15.5 см (от 8.8 до 30 см), всегда длиннее соцветия. Лист на поперечном срезе постепенно утончается к краям, образованным двумя слоями эпидермиса (табл. 4, *А*, *1*). Соцветие немногоцветковое, часто из

1—2 цветков (от 1 до 11). Нижние цветоножки короткие — 1.74 см (от 0.6 до 3.2 см). Нижние брактеи широколанцетные, всегда длиннее цветоножек (в среднем 2.12 см, — от 1.2 до 4.6 см). Листочки околоцветника продолговато-обратнояйцевидные, тупые, на верхушке часто с коротким острием, длиной от 1.0 до 1.8 см. Наружные листочки околоцветника с широкой ярко-зеленой полосой. Тычиночные нити едва достигают половины околоцветника, столбик почти равен завязи или чуть короче. Коробочка овальная, бескрылая, с попарно сближенными ребрами (табл. 1, *А*).

Кариотип: 2n=30 (табл. 2, *А*). 1-я пара самых длинных хромосом набора — метацентрики (отношение плеч 1.30), 2-я пара — субметацентрики (отношение плеч 1.72), 3—4—5—6-я пары близки по размерам, 3-я и 6-я — менее асимметричны (отношение плеч 2.69 и 1.98) чем 4-я и 5-я, последние — акроцентрики с отношением плеч 4.21—4.84. Пары 7—8—9-я тоже трудно разграничить — это субметацентрики с отношением плеч 1.72—2.21. Группа из 10—14 пар — самые короткие хромосомы набора, метацентрики или субметацентрики с отношением плеч 1.08—1.65. 15-я пара — спутничные хромосомы — близки по размерам к группе 7—8—9-й пар. Это субметацентрические или акроцентрические хромосомы с отношением плеч 3.04. Спутник очень малого размера, шаровидный, меньше поперечного диаметра хромосомы. На некоторых препаратах вследствие сокращения спутничной нити спутник притянут, в этом случае спутничные хромосомы невозможно отличить от хромосом 7—8—9-й пар. Самая длинная хромосома набора в 7.13 раз превышает самую короткую хромосому. Возможно, что в наборе присутствуют дополнительные хромосомы, это явление часто встречается у видов птицемлечника (Neves, 1952). В данном случае такое предположение возникает потому, что основное число 15 не встречалось еще у видов р. *Ornithogalum*, однако 2n=30 найдено у растений из разных географических пунктов (Арагац, Раздан), что свидетельствует о некоторой стабильности числа. Необходимо изучение растений из бо́льшего числа пунктов ареала вида, а также исследование редукционного деления.

O. transcaucasicum произрастает преимущественно на субальпийских и альпийских пастбищах, встречается также в верхнем горном поясе, в дубово-грабовых лесах (Разданский район, массив Алибек). Ареал этого вида в основном ограничен территорией Армянской ССР, частично заходит в пограничные районы Грузинской ССР (Ахалкалакский район) и в Турцию (см. карту).

O. balansae Boiss. и ***O. schmalhausenii*** Alb. *O. transcaucasicum* часто смешивают с двумя близкими видами *O. balansae* и *O. schmalhausenii*. Гроссгейм (1940 : 166) подчеркивает сходство *O. transcaucasicum* и *O. schmalhausenii*: «. . . походит на предыдущее (*O. schmalhausenii*, — *Н. А.*), но все растение более рослое и многоцветковое». Однако, прежде чем сравнивать эти виды, попытаемся уточнить, что представляют собой *O. balansae* и *O. schmalhausenii*. Н. Альбов (1891) описал *O. schmalhausenii* (по сборам на горе Чедым в Абхазии) вначале как самостоятельный вид, отличающийся от *O. balansae* «одним» цветком и более узкими листьями. Что же касается одного из существенных признаков для видов секции *Ornithogalum* — строения коробочки — то Альбов не мог им руководствоваться, так как собрал растения в начале цветения и коробочки не видел. Несколько позднее, после дополнительных сборов в Абхазии (Ачха, Самурзакани, Апшира), он пришел к заключению, что описанный им *O. schmalhausenii* нельзя считать самостоятельным видом, а лишь разновидностью *O. balansae* var. *stenophyllum* Alb. Тем не менее большинство ботаников, изучавших кавказскую флору (Гроссгейм, 1928, 1940, 1949; Крашенинников, 1935; Колаковский, 1938; Дмитриева, 1960), продолжают настаивать на реальном существовании двух близких видов — *O. balansae* и *O. schmalhausenii*, хотя и не могут сослаться на какие-либо различия, кроме «одноцветковости» и узких листьев у последнего. Между тем одноцветковые растения встречаются довольно часто не только у *O. balansae*, но и у других близких видов этой секции — *O. sigmoideum* Freyn et Sint., *O. transcaucasicum*. Что касается ширины листа, то это изменчивый признак. Как отмечает Колаковский (1949), «ширина и форма листьев у *O. balansae* варьирует. . . причем чем уже становится лист, тем постепеннее он сужается к вершине». По нашим наблюдениям, растения из Западного Закавказья (Красная Поляна, Авадхара) и из Бакуриани не имеют резких различий в морфологии и относятся к одному виду — *O. balansae*. Луковица состоит из двух туникатных, не сросшихся между собою чешуй (табл. 3, *Б*). Листья в числе 2—3, желобчатые, серповидно отогнутые, немного превышающие соцветие, зеленые до оливково-зеленых (0.2) 0.86 (2.2) см ширины, иногда расширенные в верхней части, всегда без белой продольной полосы. На поперечном срезе листа палисадная ткань не прерывается (табл. 4, *Б*, *2*), общее очертание среза такого же типа, как у *O. transcaucasicum*. Коробочка 6-крылая, иногда крылья попарно сближены (табл. 1, *Б*).



Ареалы видов *Ornithogalum* секции *Ornithogalum*.

1 — *Ornithogalum transcaucasicum* Miscz. ex Grossh.; *2* — *O. balansae* Boiss.; *3* — *O. sintenisii* Freyn.; *4* — сомнительные местонахождения *O. balansae* Boiss.

Кариотип: 2n=24, 25, 26 (Авадхара, Красная Поляна, Цхра-Цхаро) (табл. 2, *Б*), т. е. наблюдается анеуплоидный ряд. Хромосомы набора можно подразделить на следующие группы: 1-я пара — самые длинные хромосомы набора метацентрики (отношение плеч 1.23); 2-я пара — субметацентрики (отношение плеч 1.85); группа из хромосом 3—4—5-й пар — субметацентрики или акроцентрики (отношение плеч 2.59); 6-я пара — субметацентрики или акроцентрики (отношение плеч 2.05), немного меньшие по размерам, чем хромосомы предыдущей группы, и иногда от них не отличаются, а иногда приближаются по размерам к хромосомам следующей группы — 7—8—9—10—11-й пар. Это самые мелкие хромосомы набора — метацентрики или субметацентрики с отношением плеч 1.49. Возможно, число хромосом варьирует за счет полисомии хромосом этой группы, причем наиболее часто встречается соматическое число 25. Спутничные хромосомы — субметацентрические или акроцентрические (отношение плеч 1.5—2.5), спутник такого же типа, как у *O. transcaucasicum*. Иногда спутник притянут (как у *O. transcauca-*

sicum), и спутничные хромосомы не отличимы от хромосом 3—4—5-й пар. Самая длинная хромосома набора в 1.29 раз превышает самую короткую. Исходя из данных, изложенных выше, мы считаем, что нет никаких оснований по-прежнему рассматривать *O. schmalhausenii* как самостоятельный вид, тем более, что сам автор вида Альбов включил его в синонимику *O. balansae*. Этой же точки зрения придерживается А. А. Колаковский (1961).

O. balansae — растение преимущественно субальпийского и альпийского поясов. Ареал этого вида простирается от области Турецкого Понта и охватывает Западное Закавказье. Однако границы ареала (см. карту, *2*) требуют уточнения в связи с отсутствием живого материала или достаточно хорошего гербария из многих пунктов. Нуждаются в дополнительной проверке находки *O. balansae* на территории Армянской ССР и Турецкой Армении. В общих чертах ареал *O. balansae* соответствует карте А. А. Гроссгейма для этого вида (1940). Ареал *O. schmalhausenii* у Гроссгейма включает, помимо ареала *O. balansae*, районы Восточной Грузии, Армению и западную часть Азербайджана. Судя по гербарию, Гроссгейм под названием *O. schmalhausenii* объединил растения, относящиеся не только к *O. balansae*, но также к *O. sigmoideum* Fr. et Sint. и *O. sintenisii* Freyn.

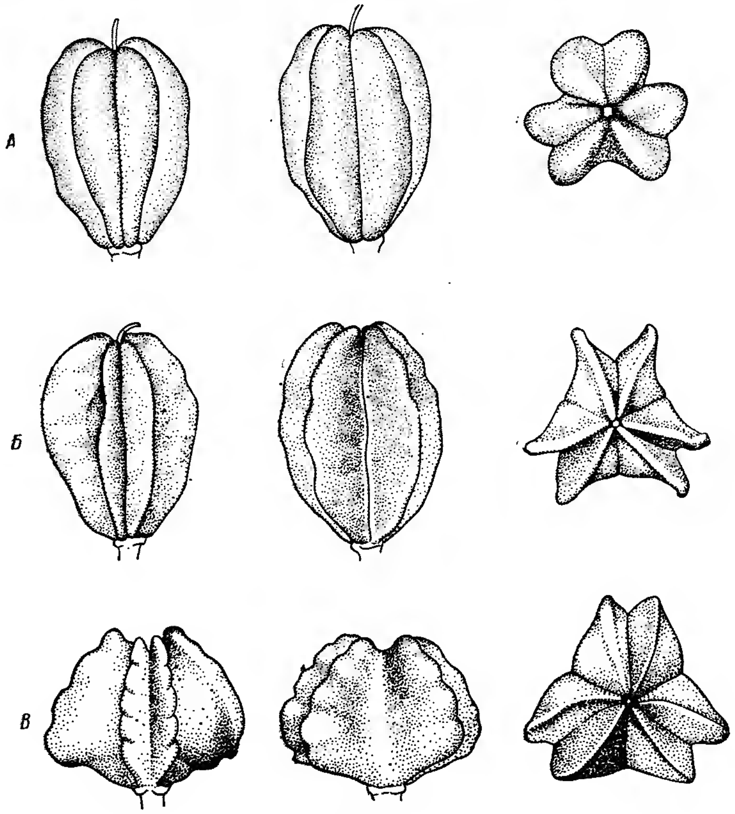


Таблица 1

Зрелая коробочка видов *Ornithogalum*. *А* — *O. transcaucasicum* (увел. 4); *Б* — *O. balansae* (увел. 3); *В* — *O. sintenisii* (увел. 4).

У В. И. Липского (1899) и А. А. Гроссгейма (1928) для Кавказа приводится *O. oligophyllum* Clarke — вместо *O. schmalhausenii*, как отметил позднее Гроссгейм (1940) в «Комментариях» ко второму изданию «Флоры Кавказа». Этот вид, описанный Кларке (Clarke, 1816) из окрестностей Константинополя, по-видимому, близок к *O. balansae*. Буассье (Boissier, 1884), обращая внимание на сходство *O. oligophyllum* и *O. balansae* (тип листа, соцветия, 6-крылая коробочка), указывает на некоторые различия: у *O. oligophyllum* плодоножки превышают цветки и брактеи, при плодах — отклоненные; у *O. balansae* плодоножки не удлиняются, всегда прямые. Кроме того, ареал *O. oligophyllum* в общем ограничен районами Турции (Олимп Мизийский, Мурад-Даг — во Фригии, Киликийский Тавр, Адалия — в Ликии), хотя Буассье упоминает и одно местонахождение на Кавказе (Кайшаур, 1800 м). Изучение этого вида в высшей степени желательно.

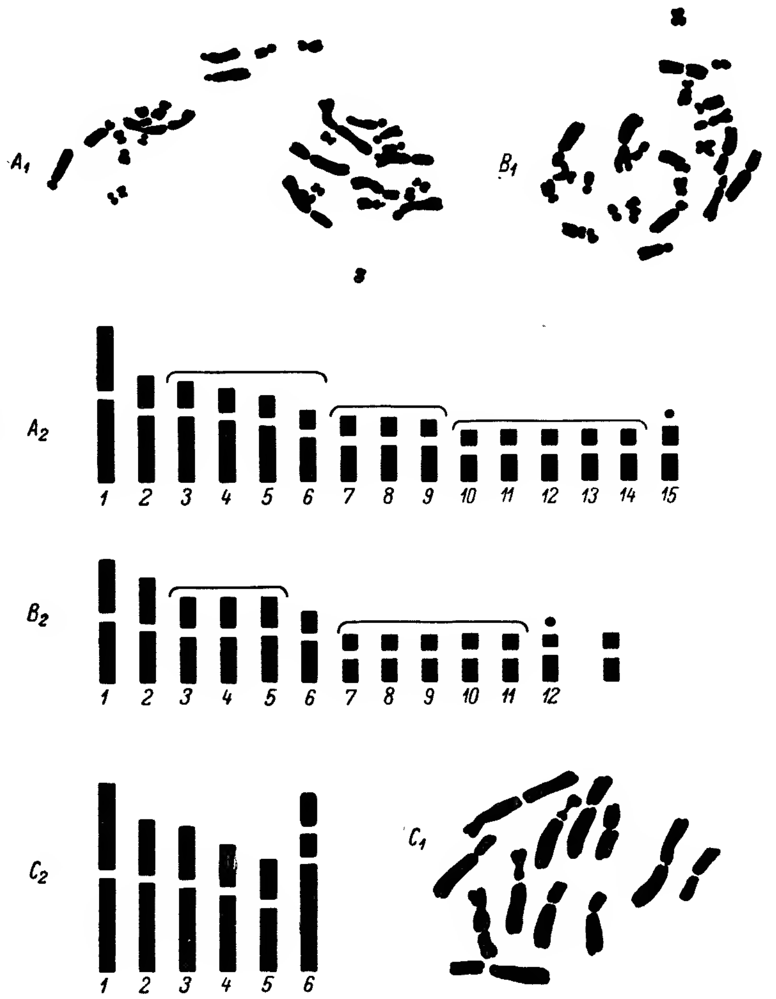


Таблица 2

Хромосомы видов *Ornithogalum*. A_1 — *O. transcaucasicum* (2n=30); B_1 — *O. balansae* (2n=25); C_1 — *O. sintenisii* (2n=12) (увел. 1800); диаграммы хромосомных наборов: A_2 — *O. transcaucasicum*, B_2 — *O. balansae*, C_2 — *O. sintenisii*.

В отношении различий между *O. balansae* и *O. transcaucasicum* можно указать на следующие признаки.

1. Строение коробочки: у *O. transcaucasicum* коробочка бескрылая, с попарно сближенными тупыми ребрами; у *O. balansae* крылатая с равноудаленными или слегка сближенными крыльями.

2. Окраска листочков околоцветника: у *O. transcaicasicum* наружные листочки с ярко-зеленой широкой полосой, с узкой белой полоской по краю (типичная форма); у *O. balansae* полоса бледно-зеленая, состоящая из жилок, не слившихся полностью.

3. Листья: у *O. transcaucasicum* листья зеленые, со светлой продольной полосой на внутренней стороне (ширина от 0.2 до 1.1 см); у *O. balansae* листья зеленые до оливково-зеленых, всегда без белой полосы, варьируют от линейно-ланцетных, расширенных в верхней части, до линейных; средняя ширина 0.86 (от 0.2 до 2.2 см). Все эти признаки почти полностью теряются при гербаризации, этим и объясняются многочисленные ошибки в определении обоих видов, тем более, что у гербарных экземпляров сохраняются количественные признаки, сближающие эти виды: 1) нижние цветоножки всегда короче брактей, при плодах — отстоящие под острым углом, по-видимому, не преломленные; 2) число листьев — 2 (от 1 до 3 у *O. balansae* и от 1 до 4 у *O. transcaucasicum*); 3) число цветков — в среднем 2 (от 1 до 5 у *O. balansae* и от 1 до 11 у *O. transcaucasicum*). Кроме того, у обоих видов луковица состоит из двух туникатных чешуй, не сросшихся между собой. Этот признак, так же как число листьев, число цветков и небольшие размеры растений, по-видимому, обусловлен близостью экологии и биологии *O. balansae* и *O. transcaucasicum*. Одинаковый характер имеет общее очертание поперечного среза листа — лист постепенно утоньчается к краям, образованным двумя слоями эпидермиса (табл. 4, *А*, *Б*, *В*). Такой же тип листа удалось обнаружить у *O. platyphyllum* Boiss., *O. tempskyanum* Freyn et Sint., *O. sintenisii* Freyn в отличие от *O. tenuifolium* Guss. и *O. sigmoideum*, у которых край листа не утоньчается, а внезапно закругляется (табл. 4, *Г*, *1*). По-видимому, эти два типа листа соответствуют двум сериям Фейнбрюн, series *platyphylla* Feinbr. и series *tenuifolia* Feinbr. (Feinbrun, 1941).

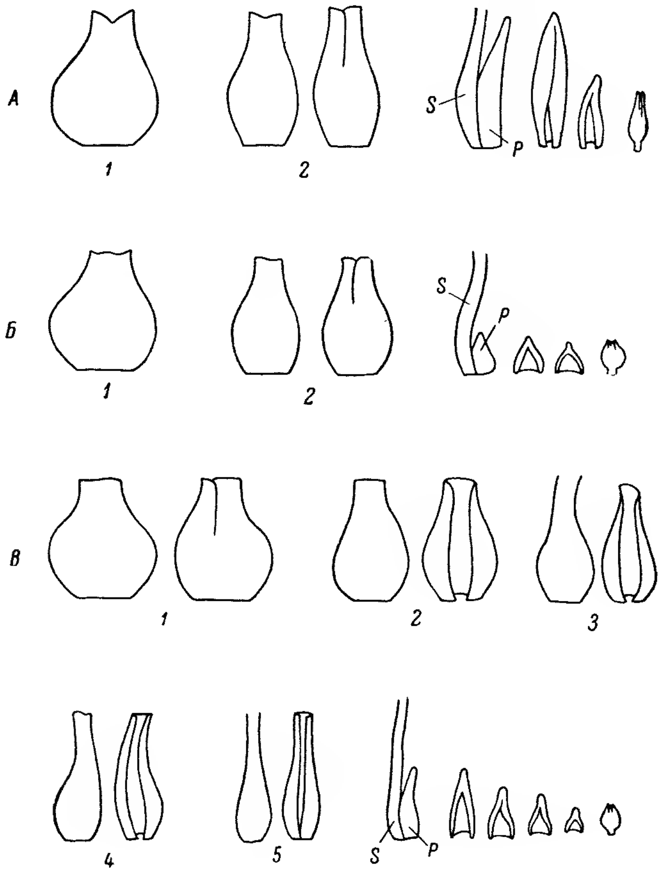


Таблица 3

Строение луковиц видов *Ornithogalum* после периода вегетации. (Увел. 1, 5). *А — O. transcaucasicum*; *Б — O. balansae*; *В — O. sintenisii*. *1—5* — луковичные чешуи, *Р* — почка возобновления следующего года (состоит из зачатков листьев и соцветия), *S* — остаток цветоноса этого года.

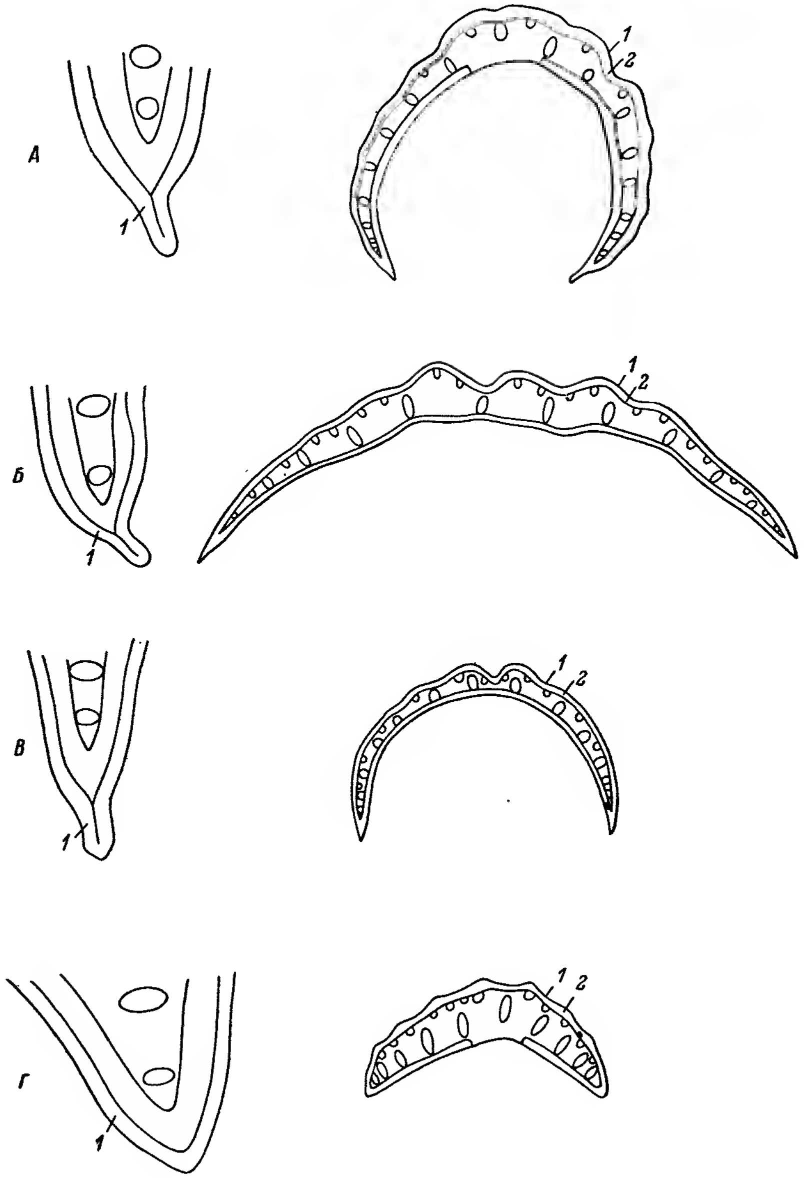


Таблица 4

Анатомия листа видов *Ornithogalum*. *А — O. transcaucasicum*; *Б — O. balansae*; *В — O. sintenisii*; *Г — O. sigmoideum*. *Слева* — край листа на поперечном срезе (увел. 100); *справа* — общая схема поперечного среза листа (увел. 15). *1* — эпидермис, *2* — палисадная ткань.

Кариотипы *O. balansae* и *O. transcaucasicum*, различаясь по числу, имеют в то же время много общего: степень дифференциации хромосом, характер спутничной хромосомы, присутствие групп хромосом, близких по относительной длине и степени асимметрии.

O. sintenisii Freyn. и ***O. schischkinii*** Krasch. *O. sintenisii*, описанный Фрейном (Freyn, 1902) из Северного Ирана (Бендер-Гес), широко распространен в Восточном Закавказье. Этот вид отличается значительной индивидуальной изменчивостью. В пределах одной популяции (Лерик) можно наблюдать растения высотой около 5 см, с одним-двумя цветками, с короткими, преломленными, сильно утолщенными при основании цветоножками — близкие по облику к *O. sigmoideum*. И наряду с ними — более высокие растения (10—15 см), с 10—14 цветками, с удлиненными цветоножками, преломленными, но без значительного утолщения при основании. По-видимому, именно такая форма была описана И. М. Крашенинниковым (1935) в качестве нового вида *O. schischkinii*. При сравнении живого материала, относящегося к *O. sintenisii* (окрестности Ленкорани и Лерика) и к *O. schischkinii* (собранного в locus classicus этого вида — в окрестностях села Заргеран Исмаиллинского р-на Азерб. ССР), мы пришли к выводу, что имеем дело с одним видом — *O. sintenisii*. Луковица состоит из одной туникатной и трех-четырех полутуникатных чешуй, не сросшихся между собой (табл. 3, *B*). Листья всегда длиннее соцветия в 2—3 раза, зеленые, желобчатые, шир. 2—5 мм. Палисадная ткань непрерывная (табл. 4, *B*). Осенью начинается рост листьев из почки возобновления следующего года, растения зимуют с листьями, полностью сформированными. Этот характерный биологический признак имеет таксономическое значение и не наблюдался у других кавказских видов секции *Ornithogalum*. Строение коробочки также является стабильным признаком (табл. 1, *B*).

Материал из всех указанных географических пунктов исследовался нами цитологически (табл. 2, *B*). Особое внимание обращалось на изучение кариотипов крайних форм (типа *O. sigmoideum* и типа *O. schischkinii*). Все исследованные экземпляры имеют 2n=12 с одинаковым распределением хромосом по морфологическим типам: 1-я пара самых длинных хромосом — метацентрики (отношение плеч 1.06), 2-я пара — субметацентрики (отношение плеч 1.8), 3—4-я пары — субметацентрические хромосомы с отношением плеч 1.59—1.73, 5-я пара — самые меньшие хромосомы набора — метацентрические или субметацентрические (отношение плеч 1.5), 6-я пара — спутничные хромосомы, характеризуются значительной длиной (близки к 2—3-й паре набора) и крупным спутником, диаметр которого равен толщине хромосомы. Это акроцентрические хромосомы с отношением плеч 5.63. Иногда спутник притянут и вторичная перетяжка слабо выражена. Самая длинная хромосома набора лишь в 2.18 раза превышает самую короткую хромосому.

В отличие от *O. balansae* и *O. transcaucasicum* кариотип *O. sintenisii* менее специализирован (по Левитскому, 1931): хромосомы набора мало дифференцированы по длине (самая длинная хромосома набора лишь в 2.18 раза превышает самую короткую хромосому, в то время как у *O. balansae* — в 4.29 и у *O. transcaucasicum* — в 7.13 раза); все хромосомы являются метацентрическими или субметацентрическими, кроме пары акроцентрических спутничных хромосом (у *O. balansae* и *O. transcaucasicum* наблюдается 5 пар субметацентрических—акроцентрических хромосом, в их числе пара спутничных хромосом). Спутничная хромосома у *O. sintenisii* характеризуется крупным спутником, в 4.35 раз меньше тела хромосомы, а у *O. balansae* и *O. transcaucasicum* спутник малого размера.

Таким образом, *O. schischkinii* скорее всего не вид, а только форма *O. sintenisii*, не имеющая существенных морфологических и цитологических отличий, а также не обособленная ни экологически, ни географически.

Ареал *O. sintenisii* — Восточное Закавказье (Азербайджанская ССР и Дагестанская АССР), а также северный Иран. Возможно, что этот вид встречается в восточных районах Грузии. *O. sintenisii* произрастает на низменности, в нижнем и среднем горном поясе (см. карту, *3*).

В первом издании «Флоры Кавказа» Гроссгейма (1928) вместо *O. sintenisii* приводятся три вида: *O. exscapum* Ten., *O. refractum* Kit. и *O. cydni* Schott. Первые два, встречающиеся в Европе, по-видимому, близки к *O. sintenisii*. Судя по рисунку в атласе Теноре (Tenore, 1835), *O. exscapum* имеет, в отличие от *O. sintenisii*, бескрылую коробочку с тупыми лопастями и листья с хорошо выраженной белой полосой. Число хромосом, определенное для этого вида Мартиньоли (Martinoli, 1950) — 18, однако неизвестно, с каким материалом автор имел дело. *O. refractum* отличается от *O. sintenisii* наличием многочисленных бульбилл, заключенных в общую тунику (Boissier, 1884), а также сросшимися вместе чешуями луковиц и геокарпией (Zahariadi, 1962). Цитологические данные по этому виду в литературе отсутствуют. Что касается *O. cydni*, то о нем трудно составить даже слабое представление. Буассье (Boissier, 1884) считал *O. cydni* «species dubia». Делоне (1925, 1926), впервые изучивший кариотипы некоторых кавказских видов рода *Ornithogalum*, определил числа хромосом для *O. cydni* (2n=12) и для *O. nanum* (2n=12). По-видимому, он имел дело с *O. sintenisii*, по крайней мере в случае с *O. nanum*, так как изучалась «ленкоранская раса». Кроме того, из всех исследованных нами кавказских птицемлечников типовой секции 2n=12 встречается только у *O. sintenisii*, причем рисунок Делоне свидетельствует о сходстве нашего *O. sintenisii* и «*O. nanum*» Делоне не только по числу, но и по морфологии хромосом.

Выводы

1. Трудности, связанные с таксономическим изучением рода *Ornithogalum* L., заключаются в необходимости всестороннего морфолого-анатомического исследования живого материала и использования цитологических данных. Только в этом случае можно получить комплекс надежных признаков, дающих возможность разобраться в вопросах внутриродовой систематики.
2. На основании цитосистематического исследования некоторых кавказских представителей секции *Ornithogalum* следует рассматривать *O. schmalhausenii* Alb. как синоним *O. balansae* Boiss., а *O. schischkinii* Krasch. как синоним *O. sintenisii* Freyn.
3. В результате изучения географического распространения *O. transcaucasicum*, *O. balansae* и *O. sintenisii* внесены коррективы в карты ареалов этих видов, которые приводятся Гроссгеймом (1940).
4. В кариотипе *O. balansae* Boiss. наблюдается анеуплоидный ряд (2n=24, 25, 26), по-видимому, за счет полисомии в группе самых малых хромосом набора.

Работа выполнена в Отделе высших растений Ботанического института АН СССР под общим руководством проф. А. Л. Тахтаджяна, которому выражаю глубокую благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Альбов Н. М. (1891). Описание новых и наиболее редких видов растений, найденных в Абхазии в 1889—1890 гг. Отчет и Тр. Одесск. отд. имп. Росс. общ. садоводства. — Альбов Н. М. (1893). Contributions à la flore de la Transcaucasie. Bull. de l'Herb. Boiss., 5. — Гроссгейм А. А. (1928). Флора Кавказа, 1. — Гроссгейм А. А. (1940). Флора Кавказа, *2*. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Делоне Л. Н. (1925). Хромосомы у видов р. *Ornithogalum*. Тр. Гос. Тимиряз. н.-и. инст., сер. 1, 3. — Делоне Л. Н. (1926). Phylogenetische Chromosomenverkürzung. Zeitschr. für Zellforsch. und micr. Anat. — Дмитриева А. А. (1960). Определитель растений Аджарии. — Колаковский А. А. (1938). Флора Абхазии, 1. — Колаковский А. А. (1949). Список растений гербария «Флоры СССР», 11, № 3206 : 8. — Колаковский А. А. (1961). Растительный мир Колхиды. — Крашенинников И. М. (1935). Род *Ornithogalum* L. Флора СССР, 4. — Левитский Г. А. (1931). Морфология хромосом. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 1. — Липский В. И. (1899). Флора Кавказа. Конспект. — Battaglia E. (1957а). A new «5-minutes-fixation» in chromosome analysis. Caryologia, 9, 2 : 368—370. — Battaglia E. (1957б). Simultaneous and successive pretreatments in chromosome analysis. Caryologia, 9, 2 : 370—371.— Boissier E. (1884). Flora orientalis, 5. — Clarke E. (1816). Travels in various countries of Europe, Asia and Africa, t. 4, p. 2, Sect. 3 : 555. — Feinbrun N. (1941). The genus *Ornithogalum* in Palestine and neighbouring countries. Pal. Journ, of Bot., 2, 2—3. — Freyn J. (1902). Plantae novae orientales. Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 2 : 911. — Martinoli G. (1950). Contributo alla cariologia del genere *Ornithogalum*. Caryologia, 3, 2. — Neves J. B. (1952). Estudos cariologicos no genero *Ornithogalum*. — Tenore M. (1835). Flora Napolitana. Atlas, tabl. 34. — Zahariadi C. (1962). Caracteres morphologiques, anatomiques et biologiques dans la taxonomie du genre *Ornithogalum*. Rev. de biol., 7, 1 : 5—41.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

CYTOTAXONOMIC STUDIES OF CERTAIN CAUCASIAN SPECIES OF *ORNITHOGALUM* L. BELONGING TO THE SECTION *ORNITHOGALUM*

By **N. D. Agapova**

SUMMARY

On the basis of the complex morphologo-anatomical and cytological investigation of some Caucasian representatives of the genus *Ornithogalum* L. section *Ornithogalum* [*Heliochramos* (Bak.) Benth. et Hook.] the author arrives at the conclusion that *O. schmalhausenii* Alb. should be regarded as a synonym of *O. balansae* Boiss., and *O. schischkinii* Krasch. — as a synonym of *O. sintenisii* Freyn. The somatic chromosome numbers for *O. transcaucasicum* Miscz. ex Grossh. (2n=30), *O. balansae* (2n=24, 25, 26) and *O. sintenisii* Freyn (2n=12) have been determined for the first time.

ТОМ 51 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1966, № 2

УДК 581.142 : 581.526.533 (471.501)

А. П. Стешенко

О ВСХОЖЕСТИ СЕМЯН РАСТЕНИЙ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

С 7 рисунками

(Получено 21 III 1965)

Изучение всхожести и жизнеспособности семян растений в различных зонах холодных областей нашей страны представляет огромный интерес и большую практическую значимость. Наличие или отсутствие семенного возобновления определяет границы расселения семенных растений, способность их приспосабливаться к неблагоприятным условиям среды. Особенно большой интерес представляют определения процента выполненности и всхожести семян у растений, произрастающих в географических областях, для которых характерна краткость вегетационного периода, обусловленная ранним наступлением заморозков. Одной из малоизученных в этом отношении областей является Полярный Урал, где семенное возобновление в значительной степени ограничено рядом факторов.

Имеющиеся литературные сведения по изучению семенной продуктивности в различных районах Севера показывают, что в Арктике не все растения и не во все годы одинаково способны к плодоношению (Sørensen, 1941; Гаврилюк, 1961). В одни годы они имеют более высокую продуктивность, в другие — более низкую. Выполненные семена преобладающего большинства видов арктических растений показывают достаточно высокий процент всхожести (Исаченко и Липская, 1934; Söyrinki, 1938—1939; Sørensen, 1941; Вихирева-Василькова, 1958; Тихомиров, 1963, и др.). При этом установлено (Sørensen, 1941; Вихирева-Василькова, 1958; Тихомиров, 1963), что наиболее низкой всхожестью характеризуются виды осоковых *Cyperaceae*, а растянутым периодом прорастания — бобовые *Leguminosae*. В литературе, кроме того, неоднократно отмечалось, что в Арктике при наступлении ранних осенних холодов наблюдается сбрасывание незрелых плодов, которые дозревают затем под снегом (Миддендорф, 1867; Зубков, 1935; Гаврилюк, 1961; Тихомиров, 1961, 1963). Опадение зеленых плодов в позднелетний период у ряда видов разнотравья и уход растений с зелеными плодами под снег в раннеосенний сезон отмечалось также на Приполярном Урале (Игошина, 1937).

По температурному режиму и краткости вегетационного периода с Полярным Уралом можно сравнить условия высокогорий Памира, где достаточно хорошо изучена биология всхожести семян. Как известно, для высокогорий Памира весьма характерен резко континентальный климат с сильной сухостью воздуха и почвы, а также свойственные южным областям смены почти равных по продолжительности дня и ночи. В отличие от Памира на Полярном Урале значительно более высокая влажность воздуха и почвы и длинный полярный день с круглосуточным освещением.

Работы, проводившиеся по изучению биологии всхожести семян в условиях высокогорий Памира (Свешникова, 1948, 1961; Райкова, 1963; Стешенко, 1963), показали, что процент плодоцветения и процент выполненности семян сильно колеблются по годам. Однако всхожесть выполненных как свежесобранных, так и много лет хранившихся семян, особенно растений пустынных местообитаний, достаточно высокая. Низкой всхожестью, как и в Арктике, отличаются виды осоковых. Кроме того, выяснено, что для Памира, так же как для Арктики и Полярного Урала, весьма характерно ежегодное опадение выполненных, но незрелых плодов (Стешенко, 1960, 1962, 1963). При постановке различных вариантов опыта на прорастание свежесобранных плодов в условиях сурового климата Памира было показано, что сбрасывание плодов и семян в зеленом состоянии является биологической особенностью многих видов, выработавшейся в процессе приспособления растений к короткому и холодному лету. Многие растения Памира, таким образом, сокращают длительность периода вегетации и значительно повышают всхожесть своих семян. Важно было установить, может ли этот вывод распространяться на растения других географических широт, имеющих, как и на Памире, резко сокращенную продолжительность вегетационного периода, например на растения Полярного Урала. Кроме того, необходимо было выяснить, какое воздействие на плоды и семена, собранные в недозрелом виде, оказывает лабораторное хранение.

В 1962 г. при поездке на Полярный Урал нами были собраны семена 37 видов, из которых 15 относятся к арктоальпийцам, 7 — к арктическим, 4 — к бореальным и 11 — к гипоарктическим и бореально-гипоарктическим растениям. У 24 наиболее часто встречающихся видов определялась всхожесть свежесобранных семян.[1] Затем, после 8—9 месяцев хранения, у этих же и некоторых других видов всхожесть семян была проверена в Ленинграде.

Семена и плоды собирались в горах Полярного Урала в диапазоне высот от 200 до 600 м над ур. м. на стационаре Большая Хадата преимущественно в следующих растительных группировках (Сандомирская, 1962): кустарниковых и кустарничковых тундрах, в травяно-моховых сообществах альпийских лужаек и частично на болотах. Семена всех растений собирались в августе, в период начала их естественного опадения в фазе конца молочной и начала восковой спелости. Обычно в тот же день наиболее выполненные из них укладывались на влажную фильтровальную бумагу в чашки Петри. Всего в опыте для определения всхожести свежесобранных семян был 21 вид (табл. 1). Хранились семена в лаборатории при температуре 17—20°. Проращивание семян, хранившихся 8 и 20 месяцев в Ленинграде, как выше отмечено, проводилось в условиях оранжереи также в чашках Петри на увлажненной фильтровальной бумаге. В первом опыте было 24 вида (табл. 2), а во втором — 23 вида (табл. 3).

Продолжительность опыта по определению всхожести свежесобранных плодов в зависимости от срока сбора и скорости их прорастания изменялась на Полярном Урале от 10 до 32 дней, а в Ленинграде — от 60 до 160 дней. Семена отдельных видов, собранные в различные сроки, проращивались повторно.

Как в полевых условиях Полярного Урала, так и в оранжерее, проращивание семян проводилось только при одном комнатном варианте опыта при температуре 17—20° с колебаниями в отдельные дни от 13—15 до 19—22°. При этом мы руководствовались тем, что во всех работах по определению всхожести семян растений Арктики наилучшим вариантом, показавшим высокую всхожесть, оказались комнатные температуры (Söyrinki, 1938—1939; Исаченко и Липская, 1934; Sørensen, 1941; Вихирева-Василькова, 1958, и др.).

ТАБЛИЦА 1

Всхожесть свежесобранных семян растений Полярного Урала (по сборам 1962 г.)

Растения	Дата		Общий вид опавших семян	На какой день началось прорастание	Продолжительность прорастания (в днях)	Всхожесть (в %)	Процент оставшихся семян		
	сбор	начало опыта					плохо выполненные	загнившие	твердые
Alopecurus pratensis L.	16 VIII	22 VIII	Зеленые	—	—	0	0	0	100
Carex misandra R. Br.	23 VII	23 VII	Потемневшие мягкие	—	—	0	0	0	100
C. tripartita All.	1 VIII	1 VIII	»	—	—	0	0	0	100
C. redowskiana C. A. M.	31 VIII	3 VIII	»	—	—	0	0	0	100
Salix polaris Wahl.	5 VII	9 VII	Зеленые мягкие	3	8	57	0	43	0
S. lanata L.	8 VII	8 VII	»	1	0.5	100	0	0	0
S. arctica Pall.	12 VII	12 VII	»	1	4	24	0	76	0
S. arctica Pall.	25 VII	26 VII	»	1	1	90	10	0	0
S. arctica Pall.	1 VIII	3 VIII	»	5	8	8	15	10	67
S. hastata L.	11 VII	12 VII	»	3	1	5	15	80	0
S. hastata L.	26 VII	1 VIII	»	1	3	82	3	15	0
S. phylicifolia L.	14 VII	22 VII	»	1	0.5	100	0	0	0
S. nummularia Anderss.	21 VII	25 VII	»	1	1	10	8	82	0
S. glauca L.	22 VII	1 VIII	»	10	1	4	0	7	89
S. glauca L.	9 VIII	11 VIII	»	2	4	10	0	0	90
Betula nana L.	6 VIII	6 VIII	Желтые	—	—	0	0	0	100
Melandrium apetalum Fenzl	17 VIII	22 VIII	Зеленые	—	—	0	0	0	100
Trollius europaeus L.	23 VII	23 VII	»	—	—	0	0	0	100
Ranunculus sulphureus Soland.	9 VIII	12 VIII	»	—	—	0	0	0	100
Dryas octopetala L.	25 VII	25 VII	»	4	7	21 (48)[1]	32	47	0
D. octopetala L.	1 VIII	2 VIII	»	4	6	10 (60)[1]	64	9	15
Saxifraga hirculus L.	16 VIII	22 VIII	»	—	—	0	0	0	100
Oxytropis sordida Trautv.	31 VII	3 VIII	»	1	14	92	0	5	3
Hedysarum arcticum Fedtsch.	31 VII	1 VIII	»	2	9	89	0	1	10
Valeriana capitata Pall.	29 VII	2 VIII	»	7	1	2	0	0	98
Artemisia tilesii Ledeb.	17 VIII	22 VIII	»	1	10	68	0	16	16

Краткость вегетационного периода, ограниченная на Полярном Урале низкими температурами, не позволяет многим растениям закончить цикл своего развития так, чтобы полностью сформировать плоды и достигнуть фазы их полного созревания. Поэтому у многих растений Полярного Урала к концу августа, с наступлением незначительного похолодания, наблюдалось опадение выполненных, но совсем еще незрелых и мягких плодов и семян. Особенно часто это явление отмечалось у многих видов ивовых, бобовых, злаковых, осоковых, сложноцветных, гречишных, розоцветных, лютиковых и др. В условиях высокогорий Памира опадение незрелых плодов наиболее часто отмечалось у видов бобовых, лютиковых, розоцветных и маревых. Способность растений сбрасывать плоды незрелыми получила широкое распространение не только в районах с коротким периодом вегетации. Она отмечена также у ранневесенних растений средней полосы (Кожевников, 1950), развивающихся в период заморозков. Но на Полярном Урале, как и на Памире, это явление приобретает очень широкие масштабы и в отдельные годы (как 1962 г.) плоды опадали зелеными почти у 80% из всех изученных видов (табл. 1).

При сборе семян на проращивание у целого ряда видов нами был определен процент цветения и плодоношения, средний по 10 или 26 рас-

---

[1] Сведения о происхождении растений Полярного Урала получены мною при консультации с К. Н. Игошиной, за что приношу ей глубокую благодарность.

[1] Процент всхожести при пересчете на выполненные семена.

ТАБЛИЦА 2

Всхожесть семян растений Полярного Урала после 7—8 месяцев лабораторного хранения в Ленинграде

Растения	Дата		На какой день начáлось прорастание	Продолжительность прорастания (в днях)	Всхожесть (в %)	Процент оставшихся семян		
	сбор (1962 г.)	опыт (1963 г.)				плохо выполненные	загнившие	твердые
Alopecurus pratensis L.	30 VII	3 V	5	12	85.0	0	15	0
Eriophorum angustifolium Roth	12 VII	29 V	13	20	5.0	0	83.0	12.0
Carex tripartita All.	7 VIII	11 V	13	26	96.0	2	0	2.0
C. redowskiana C. A. M.	12 VIII	29 V	31	14	98.0	0	0	2.0
Salix glauca L.	9 VIII	4 V	—	—	0	0	100	0
S. lanata L.	9 VIII	4 V	—	—	0	0	100	0
Betula nana L.	12 VIII	11 V	7	53	24.7	68.3	5.0	8.0
Polygonum bistorta L.	12 VIII	3 V	9	1	1.0	0	0	99.0
Oxyria digyna Hill.	13 VIII	29 V	2	20	76.0	0	34	0
Silene pauciflora Ledeb.	16 VIII	3 V	2	9	100	0	0	0
Melandrium apetalum (L.) Fenzl	16 VIII	3 V	19	43	69.0	0	0	31.0
Ranunculus sp.	7 VIII	29 V	12	57	61.0	0	17.0	24.0
Saxifraga hirculus L.	10 VIII	3 V	17	127	15.0	0	0	85.0
S. cernua L.	16 VIII	3 V	8	38	80.0	0	16.0	4.0
Dryas octopetala L.	30 VII	20 V	3	8	38.0	—	—	—
D. octopetala L.	1 VIII	20 V	• 3	8	50.0	—	—	—
D. octopetala L.	1 VIII	13 VI	4	13	61—66	—	—	—
Sibbaldia procumbens L.	6—12 VIII	11 V	5	83	97.0	0	0	3.0
Oxytropis sordida Trautv.	31 VII	29 V	2	64	53.0	0	1.0	46.0
Geranium albiflorum Ledeb.	13 VIII	11 V	11	130	55.0	0	10.0	35.0
Crepis chrysantha Turcz.	15 VIII	4 V	4	11	84.0	1	13.0	2.0
Senecio atripurpureus Fedtsch.	12 VIII	4 V	7	55	85.0	8	0	7.0
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	15 VIII	4 V	4	12	84.0	10	0	6.0
Erigeron komarovii Botsch.	16 VIII	4 V	7	30	57.0	0	0	43.0
Artemisia tilesii Ledeb.	17 VIII	11 V	3	18	96.0	0	2.0	2.0
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	16 VIII	4 V	7	62	52.0	0	32.0	16

ТАБЛИЦА 3

Всхожесть семян растений Полярного Урала после 20—22 месяцев лабораторного хранения в Ленинграде

Растения	Дата		На какой день начáлось прорастание	Продолжительность прорастания (в днях)	Всхожесть (в %)	Процент оставшихся семян		
	сбор (1962 г.)	начало опыта (1964 г.)				плохо выполненные	загнившие	твердые
Alopecurus pratensis L.	16 VIII	4 V	5	7	80	16	0	4
Eriophorum scheuchzeri Hoppe	8 VIII	22 VI	—	—	0	0	0	100
E. vaginatum L.	9 VIII	4 V	—	—	0	0	0	100
E. angustifolium Roth	9 VIII	22 VI	—	—	0	0	0	100
Carex tripartita All.	7 VIII	4 V	21	53	50	0	7	43
C. misandra R. Br.	24 VII	4 V	51	23	17	14	16	53
Polygonum bistorta L.	12 VIII	7 V	—	—	0	0	56	44
Oxyria digyna (L.) Hill	13 VIII	4 V	5	5	68	17	15	0
Silene pauciflora Ledeb.	16 VIII	7 V	5	49	97	0	0	3
Melandrium apetalum (L.) Fenzl	16 VIII	7 V	2	32	31	0	10	59
Sagina saginoides (L.) Dalla Torre	16 VIII	7 V	7	4	100	0	0	0
Ranunculus sulphureus Soland.	9 VIII	7 V	—	—	0	0	0	100
Ranunculus sp.	7 VIII	7 V	13	97	35	0	0	65
Saxifraga hirculus L.	10 VIII	22 VI	—	—	0	0	0	100
Sibbaldia procumbens L.	12 VIII	7 V	9	31	78	0	0	22
Astragalus subpolaris Boriss. et Schischk.	16 VIII	4 V	5	52	9	0	10	81
Geranium albiflorum Ledeb.	13 VIII	7 V	55	53	26	0	0	74
Valeriana capitata Pall.	31 VII	7 V	46	1	3	4	4	89
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	15 VII	7 V	5	13	81	19	0	0
Crepis chrysantha Turcz.	16 VIII	4 V	5	13	52	15	29	4
Senecio atripurpureus Fedtsch.	16 VIII	4 V	8	17	15	20	20	45
Nardosmia frigida (L.) Hook.	8 VIII	4 V	8	24	24	0	41	35
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	16 VIII	22 VI	8	17	38	0	17	45

тениям, или для некоторых видов подсчитывалась степень их выполненности по одной пробе из расчета 300 семян в пробе. Результаты представлены в табл. 4.

Как показывает табл. 4, процент цветения и плодоношения и степень выполненности плодов у 11 изученных видов в течение вегетационного периода 1962 г. оказался довольно высоким и редко падал ниже 33—40%. Возможно, этому способствовали сравнительно высокие средние температуры воздуха в течение летнего периода 1962 г., достигавшие 15—17° в июле и 7—9° в августе при максимумах, доходивших в отдельные дни до 20—27°. Наиболее хорошо оказались выполненными семена у *Eriophorum vaginatum*, *Oxytropis sordida* и *Salix lanata* (90—98%), более слабо — у *Alopecurus pratensis* и *Pyrethrum bipinnatum* (33—43.5%).

Результаты проращивания свежесобранных семян, проведенные на Полярном Урале, показали (табл. 1), что самой высокой всхожестью отличаются семена отдельных видов ив (*Salix lanata*, *S. phylicifolia*), которые за несколько (10—12) часов дают 100%-ю всхожесть (рис. 1, *А*). Другие виды ив также дают сравнительно высокую всхожесть (*S. arctica*, *S. hastata* и др.), но период прорастания их семян растянут на срок от 1 до 5 дней, причем семена этих видов ив, собранные в одних и тех же местообитаниях, но в различные сроки, имеют неодинаковую всхожесть (рис. 1, *Б*, табл. 1). Наиболее высокую всхожесть показывают семена, собранные в разгар плодоношения (25—26 VII). В начале и в конце плодоношения всхожесть их семян бывает значительно ниже. Очень низкий процент всхожести (10 и 4%) показали семена *S. nummularia* и *S. glauca*, собранные в начале плодоношения. Они оказались слишком зелеными и при проращивании почти все загнили. Даже при повторном варианте проращивания семена *S. glauca*, собранные в разгар плодоношения (9 VIII), повысили всхожесть всего лишь до 10% (табл. 1). Возможно, что семена этого вида быстро потеряли всхожесть, так как были поставлены на проращивание не сразу после их сбора, а только спустя 9 дней. В литературе указывалось (Васильченко, 1950), что всхожесть семян у видов ив в сухом виде может сохраняться только несколько дней, а под водой — несколько лет. Поэтому не удивительно, что в опытах Б. А. Тихомирова (1963) семена ивы *S. reptans*, перезимовавшие под снегом, весной имели высокую всхожесть, а собранные в конце лета (26 VIII) оказались невсхожими. Нет сомнений, что у некоторых видов ив всхожесть семян может быть утеряна еще на ветвях, до их естественного опадения.

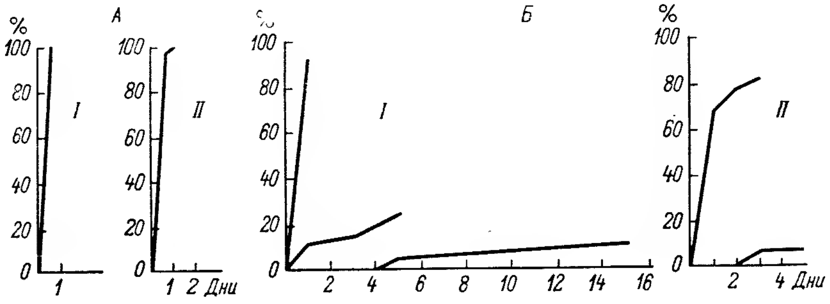


Рис. 1. Всхожесть свежесобранных семян у видов ив.

А — прорастание семян у видов ив, показавших максимальную всхожесть: *I* — *Salix lanata*; *II* — *S. phylicifolia*. *Б* — прорастание семян видов ив, собранных в различные сроки: *I* — *Salix arctica* (*средняя кривая* — семена собраны: 12 VII, *левая кривая* — 26 VII, *правая кривая* — 1 VIII); *II* — *Salix hastata* (*правая кривая* — 11 VII, *левая кривая* — 26 VII).

Высокую всхожесть показали также свежесобранные семена бобовых (рис. 2): *Oxytropis sordida* (92%) и *Hedysarum arcticum* (89%), а также сложноцветного *Artemisia tilesii* (68%). Причем, как у *Hedysarum arcticum*, так и у *Artemisia tilesii* сохранилось непроросшими немного семян, у первого вида 10%, у второго — 16%, остальные загнили.

ТАБЛИЦА 4

Степень выполненности семян у растений Полярного Урала

Растения	Повторность	На что рассчитывалось	Число		Процент выполненных семян
			цветки	плоды	
Hedysarum arcticum Fedtsch.	26	Побеги	24.7	15.0	58.0
Oxytropis sordida Trautv.	10	»	7.0	6.4	92.3
Valeriana capitata Pall.	10	»	110.6	72.9	65.9
Dryas octopetala L.,1 [1]	10	Соплодие	57.3	30.8	53.7
D. octopetala L., 2 [1]	10	»	37.5	27.4	73.0
D. octopetala L.	10	»	40.4	27.5	68.0
Nardosma frigida (L.) Hook.	10	Корзинки	—	—	64.4
Pyrethrum bipinnatum Willd.	10	»	—	—	43.5
Ranunculus sulphureus Soland.	10	Соплодия	—	—	44.0
Eriophorum vaginatum L.	10	Колоски	—	31.0	98.0
Salix polaris Wahl.	300	Ветвь	—	—	40—50 [2]
S. lanata L.	300	»	—	—	85—95 [2]
Alopecurus pratensis L.	300	»	—	—	33.0

Всхожесть свежесобранных семян *Dryas octopetala* (сем. розоцветных) при двух сроках проращивания была сравнительно низкой (21 и 10%). Если же как при первом, так и при втором сроке проращивания произвести перерасчет процента всхожести только на выполненные семена, то он будет колебаться в пределах 48—60% (табл. 1).

Дали низкую всхожесть или совсем не проросли свежесобранные семена *Valeriana capitata*, *Betula nana*, *Carex misandra*, *C. tripartita*, *C. redowskiana*, *Saxifraga hirculus*, *Trollius europaeus*, *Ranunculus sulphureus* и др. (табл. 1). Семена почти всех этих видов опадают на почву совсем незрелыми и затем постепенно дозревают. В наших опытах в чашках Петри семена *Trollius europaeus*, *Ranunculus sulphureus* и *Saxifraga hirculus*, несмотря на постоянную влажность, также через 5—10 дней темнели и затвердевали.

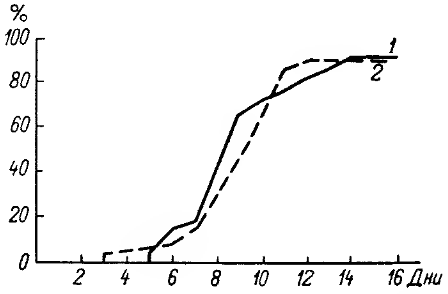


Рис. 2. Всхожесть свежесобранных семян видов бобовых.

1 — *Oxytropis sordida*; *2* — *Hedysarum arcticum*.

В лесотундре Большеземельской тундры большая часть семян *Betula nana*, по данным Т. Г. Полозовой (1962), остается зимовать на ветвях, в то время как на склонах гор Полярного Урала и в долинах почти все семена ее опадают на самых начальных этапах созревания. Вероятно, это связано с более резкой сменой дневных и ночных температур Полярного Урала, усиливающихся к периоду созревания плодов. Интересно отметить, что в этот еще сравнительно теплый период по песчаным отмелям рек и на участках пятнистой тундры, лишенных растительности, при благоприятных условиях увлажнения наблюдалось массовое появление всходов различных видов *Salix*, *Eritrichium villosum*, *Saxifraga cernua*, *Oxyria digyna*, *Artemisia tilesii* и многих других. Это именно те виды, свежесобранные семена которых дают хорошую всхожесть. Это убеждает нас в том, что всходы многих растений Полярного Урала могут появляться сразу же из свежеопавших семян. Следовательно, отмеченная нами для многих видов высокогорий Памира биологическая особенность сокращать длительность периода развития и повышать всхожесть семян путем сбрасывания их в незрелом состоянии, характерна также и для некоторых растений Полярного Урала.

Но, как выше было отмечено, плоды и семена растений Памира и Полярного Урала, опадающие в незрелом состоянии, далеко не у всех видов способны прорастать сразу, казалось бы даже при наличии благоприятных для этого условий. Одной из причин, задерживающих прорастание свежесобранных семян, вероятно, является степень развития зародыша. А. Мартин (Martin, 1946), в своей морфологической сводке, изучая степень развития зародыша в семенах растений различных семейств, приходит к выводу, что чем слабее развит зародыш, тем больше времени требуется на дозревание семени. По этой причине и всхожесть семян многих видов сильно задерживается. Согласно его данным, почти все однодольные из семейств злаков *Gramineae* и осоковых *Cyperaceae*, а также лютиковые *Ranunculaceae*, зонтичные *Umbelliferae* и другие имеют мелкий и слаборазвитый зародыш. Первоцветные *Primulaceae* и камнеломковые *Saxifragaceae* имеют зародыш средних размеров или несколько больше среднего. А у представителей семейств *Chenopodiaceae*, *Plantaginaceae*, *Rosaceae* и других зародыш крупный, хорошо развитый. По-видимому, в соответствии с этим, из свежесобранных семян растений Полярного Урала и Памира наиболее хорошо прорастали виды ив, подорожников, лапчаток, а также виды маревых — *Eurotia ceratoides*, свинчатковых — *Acantholimon diapensioides* и др. Свежесобранные же семена видов однодольных, характерных для Полярного Урала (*Alopecurus pratensis*, *Carex misandra*, *C. tripartita* и др.), а также однодольных, широко распространенных на Памире (*Stipa glareosa*, *Clynelymus nutans* и др.), двудольных типичных альпийцев (*Sibbaldia tetrandra*, *Swertia marginata*) и арктоальпийцев, общих для Памира и Полярного Урала (*Saxifraga hirculus*, *Melandrium apetalum*), дают низкий процент всхожести или совсем не всходят. Важно отметить, что почти все эти виды как на Полярном Урале, так и на Памире приурочены к холодным местообитаниям альпийских лужаек, отличающихся коротким периодом вегетации. Это согласуется с высказыванием М. Г. Николаевой (1959) о том, что в климатических зонах с резкими колебаниями температур отношение к основному фактору — температуре — проявляется у разных видов по-разному; она считает, что это свидетельствует о различном происхождении и сложности путей формирования растительности (стр. 137). Условия прорастания их семян пока еще остаются неизвестными.

---

[1] 1, 2 — участки разных экспозиций (1 — южная, 2 — западная), в остальных случаях ровные площадки.

[2] Колебания в пределах каждой сотни.

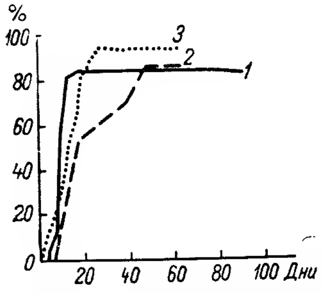


Рис. 3. Всхожесть длительно хранившихся семян видов сложноцветных.

1 — Crepis chrisantha; *2 — Senecio atripurpureus*; *3 — Artemisia tilesii*.

Таким образом, из рассмотренных фактов вытекает, что в условиях короткого вегетационного периода Полярного Урала, как и Памира, выработалась биологическая особенность растений сбрасывать плоды еще незрелыми. При этом семена разных видов растений приспособились неодинаково. Одни при благоприятных летне-осенних условиях таким путем ускоряют и повышают свою всхожесть, а другие — приобретают способность дальнейшего дозревания семян вне материнского растения, в более теплом поверхностном горизонте почвы.

Проращивание семян растений Полярного Урала после 7 месяцев хранения показало, что все участвовавшие в опыте виды по всхожести их семян можно разделить на 5 групп: 1) с высокой всхожестью (75—100%), 2) со средней всхожестью (50—75%), 3) с нижесредней всхожестью (25—50%), 4) с низкой всхожестью (до 25%), 5) невсхожие.

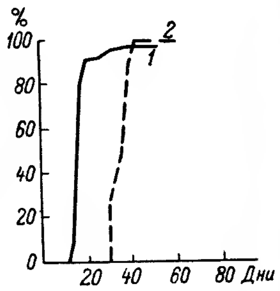


Рис. 4. Всхожесть длительно хранившихся семян осок.

1 — Carex tripartita; *2 — Carex redowskiana*.

Наиболее высокой всхожестью (84—96%) при интенсивной энергии прорастания отличаются семена почти всех видов сложноцветных (*Crepis chrysantha*, *Senecio atripurpureus*, *Artemisia tilesii* и др.; рис. 3, табл. 2). Первые два вида часто встречаются в кустарничковых группировках на выровненных площадках террас, а также на редкотравно-нивальных луговинах южных склонов средних и верхних частей гор. Полынь Тилеза — это сорняк, который селится преимущественно по берегам рек и озер и может развиваться как из свежеопавших, так и лежалых семян.

После некоторого периода набухания почти 100% всхожести при высокой энергии прорастания достигли семена осок *Carex tripartita* и *C. redowskiana* (рис. 4); первая из них произрастает на нивальных луговинах, вторая — на влажных тундрах. Высокая всхожесть семян у названных осок не согласуется с данными опытов Т. Соренсена (1941), в которых преобладающее число непроросших семян принадлежало именно к видам из сем. *Cyperaceae*. Только семена *Eriophorum angustifolium*, собранные в недозрелом виде, в нашем опыте за 69 дней дали всхожесть всего 5%, остальные загнили. В опытах Н. Сойринки (1938—1939), Т. Соренсена (1941) и Б. А. Тихомирова (1963) также отмечается низкий процент всхожести семян представителей этого рода. В природе всходы осоковых были встречены нами только в конце июля—начале августа, тогда как созревание их семян приходится на середину—конец августа. Из этого следует, что в естественных условиях осоковые дают всходы только из перезимовавших семян. Свежесобранные же их семена, как мы отмечали (табл. 1), совсем не прорастают.

Из злаков, произрастающих также по нивальным луговинам и берегам рек, очень высокую всхожесть (85—100%) при разных сроках сбора (30 VII и 16 VIII) показали семена *Alopecurus pratensis* (рис. 5). Некоторая часть его семян (15%) из первого срока сбора (30 VII) оказалась совсем незрелой и загнила. Семена второго срока сбора (16 VIII) оказались вполне пригодными к прорастанию и всего за 8 дней дали 100%-ю всхожесть (табл. 2). В природе семена *A. pratensis*, как и семена осоковых, прорастают в самый теплый период — в июле—начале августа, а созревание их семян начинается со второй декады августа. Следовательно, этот злак, как и осоковые, возобновляется только из перезимовавших семян. Свежесобранные семена его, как мы видели (табл. 1), совсем не прорастают.

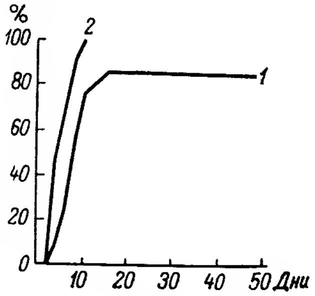


Рис. 5. Всхожесть длительно хранившихся семян злака *Alopecurus pratensis* различных сроков сбора.

1 — семена собраны 30 VII; *2* — семена собраны 16 VIII.

Интересно отметить, что и луковички *Saxifraga cernua*, хранившиеся вместе со всеми семенами в оранжерее, весной хорошо отрастали и при посадке в грунт почти все прижились. Т. Соренсен (1941) также указывал на способность к отрастанию луковичек *Polygonum* и *Saxifraga* после хранения их в лабораторных условиях в течение зимы.

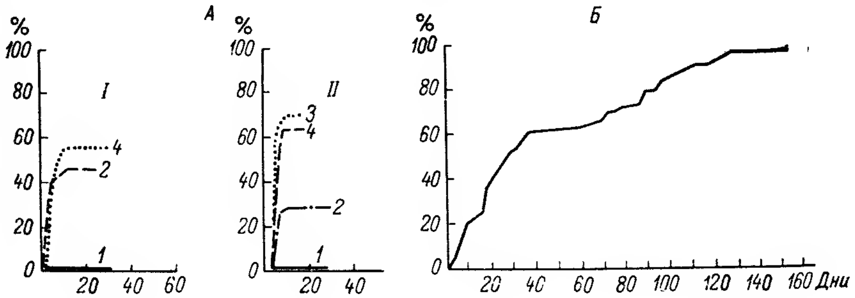


Рис. 6. Всхожесть длительно хранившихся семян розоцветных.

А — *Dryas octopetala* различных сроков сбора (*1* — семена собраны 4 VII, *2* — 30 VII, *3* — 31 VII, *4* — 1 VIII). Повторности проращивания: *I* — 20 V, *II* — 13 VI. *Б* — *Sibbaldia procumbens*.

Семена розоцветных после восьми месяцев хранения приобрели более высокую всхожесть по сравнению со свежесобранными. Так, у *Dryas octopetala*, широко распространенной в кустарничковых тундрах и образующей группировки с разнотравьем в средней и верхней части южных склонов гор, семена разных сроков сбора ставились на проращивание в два приема в трех повторностях (рис. 6).[1] Семена первого срока сбора (1 VII 1962) были совсем еще незрелые и ни в одной из повторностей всходов не дали. Всхожесть семян второго срока сборов (в начале плодоношения — 30 VII 1962) при проращивании их 20 V 1963 колебалась от 35 до 38% (рис. 6, *А*, *I*; табл. 2). Семена еще более позднего сбора (в разгар плодоношения — 1 VIII) ставились на проращивание в два срока: 10 V и еще через 23 дня, т. е. 13 VI. В первом сроке всхожесть оказалась равной 50%, а во втором в разных вариантах она колебалась от 61 до 66% (рис. 6, *А*, *II*; табл. 2). Это показывает, что семенам *Dryas octopetala* необходимо длительное дозревание. Всхожесть их повышается в теплый и светлый период лета. Благоприятное влияние света отмечено также в опытах В. В. Вихиревой-Васильковой (1958) при определении всхожести семян *Dryas punctata*.

---

[1] Опыт проводился аспирантом С. И. Сандомирской при комнатных условиях.

Семена подушковидного растения этого же семейства *Sibbaldia procumbens*, произрастающего на нивальных луговинах и гариманеллиевых моховых тундрах, при сильно растянутом сроке прорастания (126 дней) дали 97% всхожести (рис. 6, *Б*). Произрастая на открытых незадерненных местообитаниях с постоянным увлажнением, *S. procumbens* отличается хорошим возобновлением. Всходы ее довольно обильны в июле—августе как из свежеопавших, так и из перезимовавших семян в естественных условиях пятнистой тундры Полярного Урала и на грядках Ботанического сада в Ленинграде.

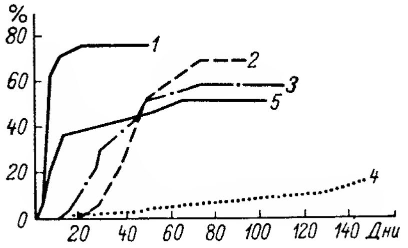


Рис. 7. Всхожесть длительно хранившихся семян некоторых видов разнотравья (*1—4*) и бобового *Oxytropis sordida* (*5*).

1 — Oxyria dygina; 2 — Melandrium apetalum; 3 — Ranunculus sulphureus; 4 — Saxifraga hirculus.

Семена бобового *Oxytropis sordida*, характерного растения дриадовых тундр в сочетании с *Hedysarum arcticum* и *Astragalus subpolaris* (Игошина, 1964), показали всхожесть несколько выше средней (53%) при длительном сроке прорастания по сравнению со свежесобранными (рис. 7, *5* и рис. 2). По своему поведению семена этого вида ничем не отличаются от долго лежавших семян многих других бобовых, произрастающих в различных географических зонах, для которых также характерно медленное прорастание (Понцов, 1953; Малиновский, 1957; Вихирева-Василькова, 1958; Ищенко, 1960; Свешникова, 1961, и др.).

Более 50% всхожести дают семена многих растений, относящихся к разнотравью (*Oxyria digyna*, *Melandrium apetalum*, *Ranunculus sulphureus* и др.; рис. 7, табл. 2), бо́льшая часть которых произрастает на нивальных лужайках. Хотя начало созревания семян этих видов приходится на очень теплый период (начало августа), однако всходы их на участках пятнистой тундры и отмелях рек отмечаются только в июле из перезимовавших семян.

Сравнительно низкую всхожесть (15—25%) показали семена таких видов, как *Betula nana*, *Saxifraga hirculus* (табл. 2). Т. Г. Полозова анализировала все невсхожие семена *Betula nana* и нашла, что большая часть семян, собранных в ерниковой тундре, не имеет зародыша и лишь некоторые из них имели нормально развитый, но загнивший зародыш. В нашем опыте семена березки большей частью оказались плохо выполненными. Семена *Saxifraga hirculus* были все хорошо выполнены, но проросло из них только 15%. Одновременно проращивались семена этого вида, собранные на высокогорных лужках Памира. Как при комнатном варианте, так и при 10-дневном промораживании они, так же как и семена растений Полярного Урала, дали низкую всхожесть, не превышающую 17%. Это показывает, что условия, созданные нами для *S. hirculus*, типичного арктоальпийца, не способствовали успешному прорастанию его семян.

Совсем невсхожими после 7 месяцев хранения оказались семена ив *Salix lanata* и *S. glauca* и горлеца *Polygonum bistorta*. Ранее мы отмечали (табл. 1), что всхожесть свежесобранных семян первого вида была наиболее высокой, а второго — уже тогда была очень низкой. Быстрая потеря всхожести семенами ив общеизвестна. Семена горлеца, по-видимому, требуют создания специальных условий для их проращивания, и это тем более непонятно, что *Polygonum bistorta* в разных типах тундр имеет очень широкое распространение.

Проращивание семян тех же видов растений, но после 20 месяцев хранения в лабораторных условиях показало (табл. 3), что среди них выделяются 3 группы. В первую группу вошли виды, которые все еще сохраняли всхожесть высокой (78—100%). К ним относятся преимущественно арктические и арктоальпийские виды — *Silene pauciflora*, *Tanacetum bipinnatum*, *Alopecurus pratensis*, *Sibbaldia procumbens* и др. (табл. 3). Во вторую группу объединяются виды, которые после длительного хранения, хотя и сохраняли достаточно высокую энергию прорастания семян, но снизили общую всхожесть до 50—30 и менее процентов. К таким относятся преимущественно арктоальпийцы *Crepis chrysantha*, *Melandrium apetalum*, *Carex tripartita*, *Geranium albiflorum* и др. (табл. 3). Третью группу, наименьшую по числу видов, составляют растения, семена которых совсем потеряли всхожесть. В нее вошли арктоальпийцы, бореальные и бореально-гипоарктические виды (*Saxifraga hirculus*, *Polygonum bistorta* и виды *Eriophorum*). Семена этих растений после 8 месяцев хранения имели низкую всхожесть (табл. 2 и 3).

Таким образом, при сравнении всхожести семян изученных видов по всем срокам проращивания, начиная от свежесобранных, затем хранившихся 8 и 20 месяцев, выделяется несколько групп: 1) виды, имевшие высокую всхожесть свежесобранных семян, но утратившие или значительно снизившие ее после лабораторного хранения (виды ив); 2) виды, которые имели высокую всхожесть и энергию прорастания свежесобранных семян и сохранившие ее также высокой после лабораторного хранения, но продолжительность периода прорастания их семян сильно увеличилась (все бобовые и *Artemisia tilesii*); 3) виды, семена которых только после некоторого периода лабораторного хранения приобрели высокую всхожесть (сложноцветные и злаки); 4) виды, семена которых сохраняют всхожесть высокой как после 8, так и после 20 месяцев лабораторного хранения (*Alopecurus pratensis*, *Sibbaldia procumbens*, *Silene pauciflora*, *Pyrethrum bippinatum*, *Oxyria digyna* и др.); 5) виды, семена которых после 20 месяцев хранения значительно или полностью теряют свою всхожесть (*Polygonum bistorta*, *Geranium albiflorum*, *Saxifraga hirculus*, *Senecio atripurpureus* и виды *Eriophorum*; табл. 3).

Мы сделали попытку проанализировать всхожесть семян у растений различного происхождения (табл. 5). Оказалось, что наиболее высокой всхожестью при всех сроках проращивания отличаются семена арктических видов. Арктоальпийцы также имеют достаточно высокую всхожесть семян, но некоторые из них (особенно виды ив) в период хранения быстро ее теряют. Среди гипоарктических видов одни, преимущественно ивы, имели высокую всхожесть только свежесобранных семян, другие, например *Carex redowskiana*, увеличивали всхожесть семян только после некоторого периода их хранения. Бореальные виды, за исключением *Alopecurus pratensis*, показавшего высокую всхожесть, после хранения все имели низкую всхожесть. В дальнейшем для более обоснованных выводов следует провести опыт на большем числе видов.

Из вышеизложенного следует, что семена многих видов изученных растений Полярного Урала обладают способностью опадать в незрелом виде и в целом отличаются достаточно высокой всхожестью. При этом семена одних видов (ив, бобовых, сложноцветных и др.), опадая незрелыми, в течение нескольких часов или дней достигают максимальной всхожести. Это объясняет появление их сеянцев при благоприятных естественных условиях сразу же после опадения семян. У других видов (осоковых,

ТАБЛИЦА 5

Всхожесть семян растений Полярного Урала всвязи с различиями их происхождения

Растения	Всхожесть семян (в %)		
	свеже-собранных	после хранения (в месяцах)	
		7–8	20
Арктоальпийцы и арктические			
Eriophorum scheuchzeri Hoppe	—	5	0
Carex misandra R. Br.	—	—	0
C. tripartita All.	0	96	50
Salix polaris Wahl.	57	—	0
S. arctica Pall.	90	—	0
S. nummularia Anderss.	10	—	0
Oxyria digyna Hill	—	76	68
Melandrium apetalum (L.) Fenzl	0	69	31
Ranunculus sulphureus Soland.	0	—	0
S. hirculus L.	0	15	0
Silene pauciflora Ledeb.[1]	—	100	97
Sibbaldia procumbens L.	—	97	78
Dryas octopetala L.	60	66	—
Oxytropis sordida Trautv.[1]	92	53	—
Astragalus subpolaris Boriss. et Schischk.[1]	—	—	9
Hedysarum arcticum Fedtsch.	89	—	—
Valeriana capitata Pall.	2	—	3
Crepis chrisantha Turcz.	—	84	52
Artemisia tilesii Ledeb.[1]	68	96	—
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.[1]	—	84	81
Senecio atripurpureus Fedtsch.[1]	—	85	15
Erigeron komarovii Botsch.[1]	—	57	—
Гипоарктические, бореально-гипоарктические и бореальные			
Alopecurus pratensis L.[2]	0	100	80
Eriophorum angustifolium Roth [3]	—	5	0
E. vaginatum L.[3]	—	—	0
Carex redowskiana C. A. M.	0	98	—
Salix glauca L.	10	0	0
S. lanata L.	100	0	0
S. hastata L.	82	—	0
S. phylicifolia L.	100	0	0
Betula nana L.	0	24.7	—
Polygonum bistorta L.[2]	—	1.0	0
Sagina saginoides (L.) Dalla Torre	—	—	100
Trollius europaeus L.[2]	0	—	—
Geranium albiflorum Ledeb.	—	55	26
Antennaria dioica (L.) Gaertn.[2]	—	—	38
Nardosmia frigida (L.) Hook.	—	50	24

лютиковых и др.) семена, опадая незрелыми, не способны к быстрому прорастанию; они дозревают на почве и повышают свою всхожесть только после некоторого периода времени. Лабораторное хранение семян оказывает благоприятное воздействие на всхожесть и энергию прорастания многих видов сложноцветных, осоковых, злаковых и розоцветных. Только семена бобовых отличаются при этом сильно растянутым периодом прорастания. Наиболее высокую всхожесть в разные сроки проращивания дали арктические виды.

Таким образом, сбрасывание плодов и семян в незрелом состоянии в условиях Полярного Урала оказалось полезным приспособительным признаком, способствующим сокращению длительности периода развития и значительному повышению всхожести семян. Вполне вероятно, что эта биологическая особенность выработалась в процессе приспособления растений к короткому и холодному лету.

---

[1] Арктические виды.

[2] Бореальные виды.

[3] Бореально-гипоарктические виды.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1950). Всходы деревьев и кустарников СССР. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, Флора и систематика высших растений, 9. — Вихирева-Василькова В. В. (1958). О прорастании семян некоторых арктических растений. Бот. журн., 7. — Гаврилюк В. А. (1961). Продолжительность периода плодоношения и семенная продуктивность растений юго-восточной Чукотки. Бот. журн., 1. — Зубков А. И. (1935). Продолжительность вегетационного периода на северном острове «Новой земли». Арктика, 3. — Игошина К. Н. (1937). Пастбищные корма и кормовые сезоны в оленеводстве Приуралья. «Советское оленеводство», 10. — Игошина К. Н. (1964). Растительность Урала. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 16. — Исаченко Б. Л. и Т. В. Липская. (1934). Заметка по вопросу прорастания семян арктических растений. Арктика, 2. — Ищенко Л. Е. (1960). Биология прорастания семян астрагалов Копет-Дага и Южной части пустыни Кара-Кумы. Изв. АН Туркм.ССР, сер. биолог. наук, 5. — Кожевников А. В. (1950). Весна и осень в жизни растений. — Малиновский К. А. (1957). Всхожесть семян высокогорных растений Карпат. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 12 (1). — Миддендорф А. Ф. (1867). Путешествие на Север и Восток Сибири. — Николаева М. Г. (1959). О природе действия пониженной температуры на семена. Сб. работ II Делегатск. съезда Всес. бот. общ. — Полозова Т. Г. (1962). Семенное возобновление *Betula nana* L. в лесотундре Большеземельской тундры. Бот. журн., 9. — Попцов А. В. (1953). Твердые семена. Тр. Главн. бот. сада АН СССР, III. — Райкова И. А. (1962). К биологии прорастания и всхожести семян некоторых памирских растений. Научн. тр. Ташкентск. гос. унив., биология, 210. — Сандомирская С. И. (1962). Растительные группировки окрестностей гляциологической станции Большая Хадата. Научн. отчет Инст. географии, М. — Свешникова В. М. (1948). О всхожести семян растений высокогорных пустынь Памира. ДАН СССР, 61, 5. — Свешникова В. М. (1961). Некоторые данные о всхожести семян растений высокогорных лугов Памира. ДАН Тадж.ССР, 5, 2. — Стешенко А. П. (1960). О фенологии и биологических особенностях растений Памира. Тр. фенолог. совещ. 29 ноября—14 декабря 1957 г. — Стешенко А. П. (1962). О биологии и жизненном цикле первоцветов *Primula* L. Памира в связи с их возрастом. Тр. Инст. бот. АН Тадж.ССР, XVIII. — Стешенко А. П. (1963). Биология свежесобранных семян у растений высокогорий Памира. Бот. журн., 7. — Тихомиров Б. А. (1950). К биологии растений Крайнего Севера. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 55 (4). — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Martin A. C. (1946). The comparative internal morphology of seeds. The American Midland Naturalist, 36, 3. — Sørensen T. (1941). Temperature relations and phenology of the northeast Greenland flowering plants. Meddelelser om Grønland, 125. — Söyrinki N. (1938—1939). Studien über die generative und vegetative Vermehrung der Samenpflanzen in der alpinen Vegetation Petsamo-Lapplands. Ann. bot. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo, 11, 1; 14, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 III 1965).

ON THE GERMINATING CAPACITY OF THE SEEDS OF THE POLAR URALS PLANTS

By A. P. Steshenko

SUMMARY

The article comprises the data on the germinating capacity of the seeds of 37 plant species from the Arctic Urals. The seeds studied were: (a) freshly collected; (b) stored for some time under laboratory conditions (in Leningrad). They were collected at altitudes varying from 200 to 600 metres above the sea level. The germinating capacity of seeds, both freshly collected and stored, was determined at room conditions. The former were germinated in the Arctic Urals immediately after being collected, while the latter were germinated in a glass-house in Leningrad. Fruits and seeds of many plants of the Arctic Urals are shed while being still unripe. The shedding of immature fruits and seeds proved to be an important adaptive character; it reduces the duration of the vegetative period in many species and increases the germinating capacity of seeds.

An attempt was made to compare the germinating capacity in plants of different origin. It was observed to be the highest in arctic and arcto-alpine species. Plants with high germinating capacity prevail among the hypoarctic species, while among the boreal species there prevail the species with low germinating capacity.

ТОМ 51 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1966, № 2

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 681.177.2 : 581.9

Е. А. Востокова и Д. Д. Вышивкин

ПРИМЕНЕНИЕ ПЕРФОКАРТ С КРАЕВОЙ ПЕРФОРАЦИЕЙ ПРИ СОСТАВЛЕНИИ КАРТОТЕК ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ОПИСАНИЙ ДЛЯ ИНДИКАЦИОННЫХ ЦЕЛЕЙ

С 1 рисунком

При работе со значительным числом геоботанических описаний приходится неоднократно проводить подбор бланков с описаниями в зависимости от частных задач. Эта работа становится чрезвычайно трудоемкой, когда приходится работать с большим числом описаний, производить сортировку материала в зависимости от различных факторов среды или признаков растительного покрова. Еще больше трудностей возникает при использовании не только личных, но и литературных данных. Для облегчения такого рода работ все более и более внедряется использование перфокарт с краевой перфорацией. В настоящее время перфокарты находят применение в различных картотеках: например, в библиографической работе (Гродецкая, 1961; Мазинг, 1962), в отделах кадров (Роометс, 1963), а также в медицинских и биологических научно-исследовательских работах (Scheele, 1959; 1961). В геоботанических исследованиях перфокарты с краевой перфорацией широко используются французскими геоботаниками (Gounot, 1959).

Нами была проведена попытка использования перфокарт для систематизации наблюдений о связи растительности со средой для индикационных целей, причем составляемая картотека охватывала как личные наблюдения авторов, так и литературные сведения.

Такая картотека необходима для проведения более полного изучения взаимосвязей растительности с объектами индикации (грунтовыми водами, засоленностью почво-грунтов, литологией), так как даст возможность быстрого выявления и уточнения растительных и ландшафтных индикаторов подземных вод, вычисления их индикационной достоверности и т. д. Для этого приходится анализировать большой фактический материал как личных наблюдений, так и собранный по литературным и фондовым материалам (Викторов и др., 1962). Так как при индикационных исследованиях классификацию приходится проводить по различным признакам: по растительности, иногда даже по отдельным видам, по районам исследования, по (экологическим) типам местообитаний или по гидрологическим данным (по глубине, минерализации или химизму вод), то при использовании обычных бланков с описаниями растительности или выписок из литературных источников каждый раз для выборки соответствующих описаний приходится просматривать весь фактический материал, что при большом количестве описаний очень трудоемко.

Использование перфокарт значительно ускоряет и облегчает работу.

При использовании перфокарт для составления картотек частичная информация о растительности, факторах среды и пр., т. е. некоторые аспекты конкретного события, легко кодируется определенным расположением вырезанных отверстий на перфокарте.

Нами были применены стандартные перфокарты с двойной краевой перфорацией размером 187×82 мм (см. рисунок).

Правый верхний угол карты срезан, чтобы правильно совмещать отверстия всех карт. Среднее поле карточки предназначено для записи текста. Данные, занесенные на карту (с помощью условного кода, о котором будет сказано ниже), кодируются, т. е. обозначаются условным числовым шифром. На перфокарте соответствующие шифру отверстия вырезаются вместе с краем карточки. Для этого каждой группе признаков отводится свое поле, т. е. определенное место в перфорированной части карточки.

Для работы с перфокартами не требуется сложных приспособлений. Необходим ящик (коробка) для хранения и сортировки карт, ножницы или щипцы для вырезки и спицы для сортировки.

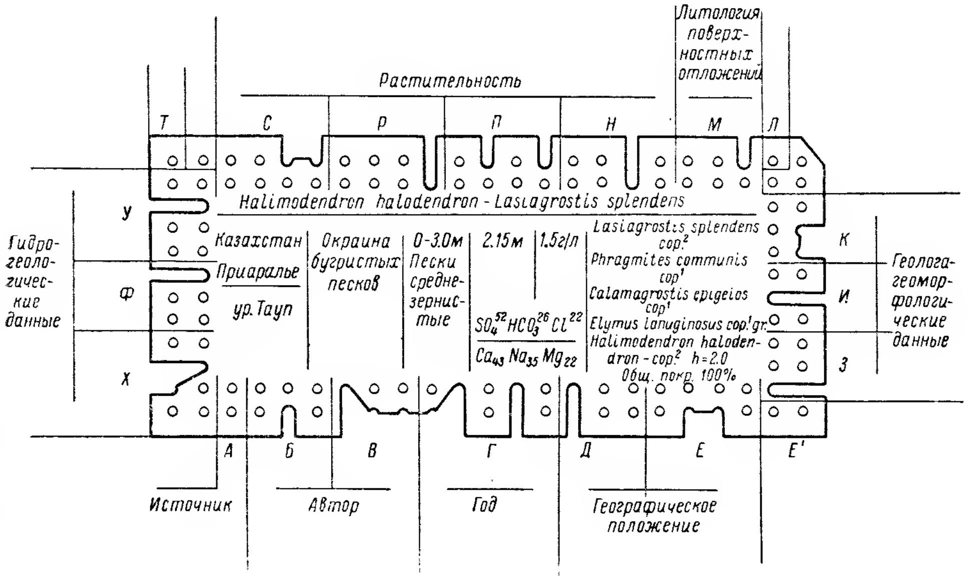
Сортировка карт вручную проводится следующим образом:

1) карточки, подлежащие сортировке, тщательно складываются в пачку так, чтобы точно совмещались углы и перфорация;

2) после этого спицы вставляются в отверстие, соответствующее шифру того признака, по которому ведется отбор;

3) пачку слегка разрыхляют на спице, приподнимают и встряхивают; карточки с вырезами над спицами выпадают.

На перфокарту переносились уже в известной степени обработанные геоботанические описания эталонов, содержащие данные о растительном покрове и геолого-географических и гидрогеологических условиях участка. Кроме того, на перфокарты выписывались аналогичные сведения, почерпнутые в обще-географических и эколого-геоботанических работах, опубликованных как в отечественной, так и в зарубежной литературе.


Литология поверхностных отложений
Растительность
Т
С
Р
П
Н
М
Л
Halimodendron halodendron - Lasiagrostis splendens
У
Ф
Х
Гидрогеологические данные
Казахстан
Приаралье
ур. Таун
Окраина бугристых песков
0-3.0м
Пески среднезернистые
2.15м
1.5г/л
$SO_4^{52} HCO_3^{26} Cl^{22}$
$Ca_{43} Na_{35} Mg_{22}$
Lasiagrostis splendens cop.²
Phragmites communis cop¹
Calamagrostis epigeios cop¹
Elymus lanuginosus cop.¹gr.
Halimodendron haloden-dron - cop.² h=2.0
Общ. покр. 100%
К
И
З
Геолого-геоморфологические данные
А
Б
В
Г
Д
Е
Е'
Источник
Автор
Год
Географическое положение

Перфокарта с двойной краевой перфорацией (заполненная и закодированная карта из картотеки гидроиндикаторов).

При составлении списка признаков или дескрипторов для кодирования были приняты следующие ограничения:

1) картотека должна охватывать только аридные области Евразии и Северной Африки;

2) на перфокарты переносятся только те данные, которые содержат достаточные сведения об индикаторах (растительности, рельефе или ландшафте) и индицируемых условиях (грунтовых водах, засолении почво-грунтов);

3) для кодировки использовались лишь наиболее простые ключи, не дающие или дающие лишь незначительный информационный шум: прямой ключ, ключ 1, 2, 4, 7 (и сокращенный — 1, 2, 4) и иногда более сложный — троичный ключ.

Способы кодирования с помощью различных ключей рассмотрены в специальных работах (Гродецкая, 1962; Воробьев, 1962, и др.), особенно полно и общедоступно изложены эти способы в работе Роометса (1963).

В картотеке геоботанических гидроиндикаторов кодировались следующие признаки (дескрипторы):

1) библиографические данные,
2) географическое положение исследованного участка,
3) геолого-геоморфологические условия,
4) гидрогеологические данные,
5) растительность.

В картотеке геоботанических галоиндикаторов почво-грунтов вместо гидрогеологических данных приводятся данные по засолению почво-грунтов.

Для кодирования этих данных, конкретное содержание которых изложено на карточках, в гидроиндикационной картотеке перфорированная часть карты была разбита на 20 полей (*А*—*Х*).

На поле *А* прямым ключом отмечается характер источника сведений (личное описание, фондовые материалы, литературные данные). Поля *Б* и *В* предназначены для отметки первых двух букв фамилии исследователя (троичным ключом для 26 букв); на поле *Г* — две последние цифры года[1] проведения исследований (ключ троичный).

---

[1] Полностью год не указывается, чтобы не загромождать карту излишней информацией.

Географическое положение кодируется на полях *Д* и *Е* ключом 1, 2, 4, 7 и 1, 2, 4, причем поле *Е* подчинено полю *Д*. Другими словами, на поле *Д* отмечаются более общие сведения порядка регионов; на поле *Е* районы этих регионов. Так, для Сахаро-Гобийской пустынной области,[1] которую охватывает гидроиндикационная картотека, выделены следующие 6 регионов (ключ 1, 2, 4):

1. Казахстан;
2. Средняя Азия;
3. Европейские и Закавказские полупустыни;
4. Юго-западная Азия;
5. Центральная Азия;
6. Северная Африка.

В дальнейшем каждый из этих регионов разделен на 10 районов, которые кодируются на поле Е ключом 1, 2, 4, 7.

Например, Центрально-Азиатский регион (5) разделен на такие районы:

5-1 — Джунгария;
5-2 — Синьцзян;
5-3 — Монгольская Гоби;
5-4 — Алашань;
5-5 — Ордос;
5-6 — Тибет;
5-7 — Кашгар;
5-8 — Такла-Макан;
5-9 — Восточная Гоби;
5-0 — резерв.

Таким образом, для Сахаро-Гобийской пустынной области выделяется в общей сложности 60 районов, объединяемых в 6 крупных регионов, что значительно упрощает их кодировку и дает возможность использовать простые ключи.

Геолого-географические условия описанного местообитания занимают поля *З*, *И*, *К*, *М*. Поля *И* и *К* последовательно подчинены полю *З*.

В характеристику геолого-географических условий входят: общий геолого-генетический комплекс поверхностных отложений, характеристика мезо- и микрорельефа. На основе геолого-генетических комплексов поверхностных отложений и геоморфологических данных выделены 6 основных типов пустынь: 1) пустыни песчаные (доминируют золовые отложения); 2) пустыни супесчано-суглинистые — долины и дельты современных и древних водотоков (господствуют аллювиальные, древнеаллювиальные, аллювиальнодельтовые и древнеаллювиальнодельтовые отложения); 3) пустыни солончаковые (характеризующиеся доминированием современных процессов соленакопления и образования соровых отложений); 4) пустыни глинистые (объединяющие низменные равнины, сложенные четвертичными и более древними отложениями, такова, например, значительная часть Прикаспийской низменности).

Кроме того, выделены пустыни каменистые (возвышенные плато, сложенные известняками, песчаниками и т. д.), часто с четким гипсовым горизонтом (например, плато Устюрт), и пустыни щебнистые (локально охватывающие подгорные щебнистые участки, где доминируют делювиальные и пролювиальные грубообломочные или более или менее отсортированные отложения).

Каждый из этих типов в свою очередь разделен по условиям мезорельефа на 6 типов участков, часто обусловленных генезисом их. Так, например, в песчаной пустыне выделены:

1-1 — пески равнинные и пологоволнистые;
1-2 — пески бугристые и бархано-бугристые;
1-3 — пески высокобугристые, высокобугристо-ячеистые;
1-4 — пески грядово-бугристые, грядово-бугристо-ячеистые;
1-5 — крупные гряды;
1-6 — контакты песчаной пустыни с другими типами.

Последний раздел (1—6) важен при гидроиндикационных исследованиях, так как очень часто именно к таким участкам бывают приурочены сообщества фреатофитов, индицирующие выходы подземных вод.

Наконец, последней градацией в кодировании этих условий является выделение в каждом из приведенных подтипов 6 различных элементов рельефа, где конкретно было проведено описание и заложен шурф или буровая для определения глубины залегания подземных вод и их опробования. Эти элементы рельефа кодируются на поле *К*.

Таким образом, на 9 парах отверстий, используя простой ключ (не дающий информационного шума) и применяя соподчиненное распределение, легко размещаются 216 различных условий местообитания (по рельефу и общему геологическому строению).

Для характеристики литологического состава поверхностных отложений специально выделено поле М, где прямым ключом кодируются следующие разности:

1) пески;
2) супеси;
3) тяжелые супеси, суглинки;
4) тяжелые суглинки, глины;
5) щебнистые грунты;
6) каменистые грунты.

Использование прямого ключа позволяет обозначать одновременно 2 литологические разности. Например, пески на суглинках (шифры 1 и 3) или супеси, подстилаемые скальными грунтами (шифры 2 и 6) и т. д.

---

[1] Границы этой области принимаются в рамках, указанных Е. М. Лавренко, 1963.

На левой стороне карты (поля *У*, *Ф*, *Х*) кодируются данные о грунтовых водах: глубина залегания, степень минерализации, химизм вод по данным анализов проб воды.

Для кодирования глубины залегания грунтовых вод, глубины разбиты на классы:

1) 0 — источники, поверхностные воды;
2) до 5 м;
3) 5—10 м;
4) 10—15 м;
5) 15—20 м;
6) больше 20 м;
7) до 10 м;
8) до 15 м;
9) до 20 м;
0) безводные (достоверно установлено).

Разбивка на классы с определенным интервалом (шифр 1—6) дает возможность проводить сортировку материала сразу же в достаточно удобной форме для последующего статистического анализа. Обобщенные градации (шифры 7—9) введены исключительно из-за необходимости учета литературных данных, содержащих часто такие общие сведения.

Глубины залегания грунтовых вод кодируются ключом 1, 2, 4, 7.

Степень минерализации подземных вод учитывается по общему содержанию солей в г/л, с обобщенной словесной характеристикой.

Приняты следующие градации:

1) 1 г/л — пресные;
2) 1—3 — пресные, слабо солоноватые;
3) 3—5 — солоноватые;
4) 5—8 — сильно солоноватые, соленые;
5) 8—12 — соленые;
6) 12 — соленые и горько-соленые.

Кодируются эти данные прямым ключом, что дает возможность одновременой кодировки нескольких градаций. Это весьма важно, учитывая, что в литературе часто не приводятся точные аналитические данные, а упоминается определенный интервал степени засоления грунтовых вод, к которому приурочена та или иная растительность.

Для кодирования химизма воды по формуле солевого состава определяется ее тип, а по квадрату Бродского (Бродский, 1953), предварительно зашифрованному, т. е. с числовыми номерами для каждого теоретически возможного типа воды, выясняется шифр этого типа.

В связи с необходимостью экономичного кодирования, с одной стороны, и относительно нечастой сортировкой материала по этому показателю при общих гидроиндикационных исследованиях, для этого поля применен троичный ключ (1, 3, 9, 27).

Почти вся верхняя часть карточки выделена для кодирования растительности.

В виду особой важности фреатофитов при гидроиндикации, образующих сообщества — прямые гидроиндикаторы, при кодировании растительности вначале отмечается общий характер индикационных связей — прямой или косвенный. Для этого при косвенной индикационной связи на поле *Т* делается короткая вырезка, при прямой — поле — не вырезается (при сортировке по этому признаку на спице остаются все карточки, где растительность непосредственно связана с грунтовыми водами, т. е. сообщество слагают или в значительной степени участвуют в нем фреатофиты).

Карточки с описанием прямых гидроиндикаторов кодируются по доминирующим фреатофитам. Шифр каждого растения обозначен в общем списке фреатофитов.[1] В связи с тем, что общее число фреатофитов — число двузначное (свыше 50 видов), то для кодировки выделено 2 поля: *Н* и *П* (поле *Н* для десятков, поле *П* — для единиц при обозначении ключом 1, 2, 4, 7).

Поля Р и С предназначены для кодирования второго фреатофита, встречающегося в сообществе (субдоминанта) или единственного фреатофита, только участвующего в сложении сообщества.

Кодирование растительности, характеризующейся только косвенными связями с гидрогеологическими условиями, т. е. когда в состав сообществ не входят никакие фреатофиты, проводится по другому принципу. В связи с тем, что количество таких растительных сообществ может быть очень большим, была составлена предварительная общая классификация растительности пустынь, при этом значительную помощь оказала классификация растительности, разработанная при составлении «Карты растительности Средней Азии» (1956).

Первое подразделение объединяет сообщества высшего таксономического ранга — классы (группы) формаций, шифры которых располагаются на поле *Н* и включают 10 групп пустынных формаций, выделяемых главным образом по эколого-морфологическому принципу:

1) псаммофитно-кустарниковые (и полудревесные);
2) хасмофитно-кустарниковые;
3) солянково-кустарниковые, кустарничковые и полукустарничковые;
4) полукустарничковые (полынные);
5) степные, луговые, эфемерно-пустынные;
6) комплексы;
7) разреженная растительность;

остальные шифры (8—10) пока еще не заполнены.

Каждая из этих групп делится на 10 более мелких единиц порядка формации, выделяемых по эдификатору. Так, например, первая группа формаций разделена на следующие 6 формаций (остальные шифры оставлены в резерве для последующего внесения в список по мере накопления материала):

---

[1] В этот список внесены также и растения, относительно которых достоверно не установлена их природа, но представляющие интерес при изучении гидроиндикаторов.

1-1 — белосаксаульники;
1-2 — черкезники;
1-3 — джузгунники;
1-4 — сюзенники;
1-5 — сингренники;
1-6 — терескенники.

Шифры формаций кодируются на поле *П* ключом 1, 2, 4, 7.

В каждой формации выделяется по 100 ассоциаций, которые кодируются на полях *Р* и *С* ключом 1, 2, 4, 7 (на поле *Р* — десятки, на поле *С* — единицы порядкового номера ассоциаций каждой формации).

Таким образом, на 16 парах отверстий (4 поля по 4) может быть закодировано 10 000 ассоциаций, которые для удобства сгруппированы по формациям и группам формаций. Для ориентировки в ассоциациях каждой формации они объединяются в группы ассоциаций, имеющие, однако, порядковые номера шифров.

При составлении картотеки галоиндикаторов почво-грунтов большое внимание было уделено особенностям засоления почво-грунтов. Так как засоление различных горизонтов часто бывает резко различным, причем в разных условиях как общее содержание солей, так и содержание отдельных ионов может с глубиной как увеличиваться, так и уменьшаться, то засоление кодировалось нами по трем горизонтам:

I горизонт — поверхностный (от 0 до 5—15 см);

II горизонт приурочен к окончанию основной массы корней; можно считать, что он более или менее полно характеризует условия, с которыми связана основная масса видов, слагающих сообщество;

III горизонт — почвообразующая порода.

Для каждого горизонта отмечалась степень засоления и его тип по разработанной ранее классификации (Вышивкин, 1959), в основу которой положены классификации В. Р. Волобуева (1948) и Ю. П. Лебедева (1951).

Для кодирования типа засоления была составлена сетка типа квадрата Бродского, о котором говорилось выше. По горизонтали были обозначены типы анионного засоления, по вертикали — катионного. Пересечение соответствующих линий давало полный тип засоления, который получал соответствующий шифр.

Кодировка степени засоления производилась кодом 1, 2, 4, типа засоления — 1, 3, 9, 27. Так как в засолении почво-грунтов, особенно поверхностного горизонта, большое значение имеет уровень залегания грунтовых вод, то близкое залегание их так же кодировалось. Но другие данные об особенностях грунтовых вод, хотя они и представляют известный интерес, закодировать не было возможности.

Кодирование растительности проводилось аналогично кодированию косвенных гидроиндикаторов, только при кодировании формаций был использован код 1, 3, 9, что дало возможность в каждой высшей таксономической единице растительности выделить 26 формаций. Кроме того, так как район, охватываемый картотекой галоиндикаторов, охватывает и лесостепь, то пришлось выделить лесные, луговые и болотные сообщества. Все они на поле высших таксономических единиц кодируются 1-м шифром, так как представлены ограниченным количеством формаций. Все степные сообщества выделяются вместе. Пустынные же и полупустынные сообщества разделяются как и при классификации косвенных гидроиндикаторов по эколого-морфологическому признаку.

При составлении картотеки на перфокартах был принят следующий порядок работы:

1) подготовка перфокарты; сюда входит разграфка чистого поля карты по установленной форме (см. рисунок); разбивка перфорированных краев карты на поля согласно макету;

2) заполнение перфокарты; свободные центральные части карточки заполняются данными эталонного геоботанического описания или сведениями о растительности и экологических условиях, взятыми из литературного источника;

3) кодирование карты, в каждом поле перфорированной части карты вырезывается нужное число, соответствующее шифру того признака, который отнесен к этому полю.

Быстроте кодирования значительно способствует удобно составленный список дескрипторов — макет. Даже небольшой опыт работы показал, что наиболее целесообразно составлять такой список в ввде книги с вырезками, как в алфавитных книжках. Тогда нахождение нужного шифра того или иного понятия различных групп признаков достигается очень быстро.

Составление картотеки галоиндикаторов и гидроиндикаторов на перфокартах позволило производить очень быструю сортировку фактического материала по нужным признакам, что намного ускорило предварительную подготовку к последующему статистическому и геоботаническому анализу, необходимому при выявлении и оценке растительных индикаторов.

Заполнение перфокарт непосредственно в поле создает необходимые предпосылки для интенсивной камеральной обработки материала с затратой меньшего количества времени.

Однако даже первый опыт работы с перфокартами показал некоторые недостатки их. Важнейшим из них является, как указывает также В. В. Мазинг (1962), небольшой размер самой перфокарты, из-за чего запись сведений должна проводиться в максимально лаконичной форме. Кроме того, от размера карты зависит количество полей перфораций, а следовательно, и возможность кодировки дескрипторов.

Большим препятствием для широкого использования перфокарт служит сложность их приобретения, отсутствие серийных выпусков простейших приспособлений для работы с перфокартами (стандартные ящики для хранения, сортировочные ящики, сортировочные спицы с защелкой, щипцы для пробивки при кодировании).

В заключение следует еще раз отметить необходимость широкого внедрения перфокарт не только для библиографирования специальной литературы, но и для составления картотек фактических данных полевых исследований.

Литература

Бродский А. А. (1953). Один из методов графической обработки результатов химических анализов подземных вод. В сб.: Вопросы гидрогеологии и инженерной геологии. — Викторов С. В., Е. А. Востокова, Д. Д. Вышивкин. (1962). Введение в индикационную геоботанику. — Волобуев В. Р. (1948). Засоление почв в Азербайджане в естественноисторическом и мелиоративном освещении. — Воробьев Г. Г. (1962). Техника составления и работа с картотеками из перфокарт ручной сортировки. Научно-техническая информация, 10. — Вышивкин Д. Д. (1959). Исследование растительности для познания засоления почвообразующих пород пустынь на примере полуострова Мангышлак. Автореф. канд. диссерт. М. — Гродецкая Т. Д. (1961). Использование перфорированной по краям карточки в библиотечном деле. Научно-техническая информация. Научно-техн. сб., 4 (ЦИНТИЭЛЕКТРОПРОМ). — Гродецкая Т. Д. (1962). Некоторые общие принципы создания картотеки из перфорированных по краям карточек. Научно-технич. информация. Научно-техн. сб., 4 (ЦИНТИЭЛЕКТРОПРОМ). — Карта растительности Средней Азии. (1956). — Лавренко Е. М. (1963). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. — Лебедев Ю. П. (1951). К вопросу о классификации засоления почв. ДАН СССР, 81, 5 (новая серия). — Мазинг В. В. (1962). Опыт использования перфокарт с краевой перфорацией для библиографирования геоботанической литературы. Научно-техническая информация, 7. — Роометс С. (1963). Перфокарты и их применение. Бюро технической информации при СНХ ЭССР. — Gounot M. (1959). L'exploitation mécanographique des relevés pour la recherche des groupes écologiques. Bull. Serv. cart. phytogéogr., 4, 2. — Scheele M. (1959). Die Lochkartenverfahren in Forschung und Documentation mit besonderen Berücksichtigung der Biologie. — Scheele M. (1961). Die Anwendung modernen Lochkartenverfahren fur den Aufbau von Pflanzen-Bestimmungsschlüsseln Zugleich ein allgemeiner Beitrag zur Ergebnis-Documentation auf dem Gebiete der Biologie. Acta biotheoret., 14, 1—2.

Научно-исследовательская лаборатория
геологии зарубежных стран,
Москва и Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 29 X 1964).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.331.2 : 551.79 (575.123) : 930.26

Л. А. Куприянова

ПЫЛЬЦЕВОЙ АНАЛИЗ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ФЕРГАНЫ В СВЯЗИ С АРХЕОЛОГИЧЕСКИМИ ИССЛЕДОВАНИЯМИ

С 1 рисунком и 1 таблицей рисунков

В центральной Фергане во время археологических исследований в 1963 г. были взяты образцы для спорово-пыльцевого анализа с целью выяснения характера растительности на местах стоянок неолитической эпохи. Сотрудник ЛО Института Археологии АН СССР Ю. А. Заднепровский передал нам для определения образцы из двух почвенных разрезов, которые были заложены на Кзыл-Тюбинском массиве песков в южной части Каракалпакской степи в центре Ферганской долины.

Гряды песков тянутся здесь с запада на восток, перемежаясь с понижениями, занятыми солончаками или солеными озерами. С поверхности гряды сложены гипсированным ожелезненным песком, относительная высота их от 2.5 до 3.5 м. Растительность песков пустынно-солянкового типа, со значительным участием злаков и верблюжьей колючки.

Один разрез был сделан на вершине гряды, другой в понижении. Результаты пыльцевого анализа обоих разрезов резко отличались друг от друга по количеству пыльцы и спор. Образцы, взятые на вершине гряды, оказались более богатыми пыльцой, чем образцы из понижения. Последние содержали лишь единичные пыльцевые зерна примерно тех же растений, что и образцы разреза, заложенного на вершине гряды, но в таком незначительном количестве, что данные анализа не могли быть использованы.

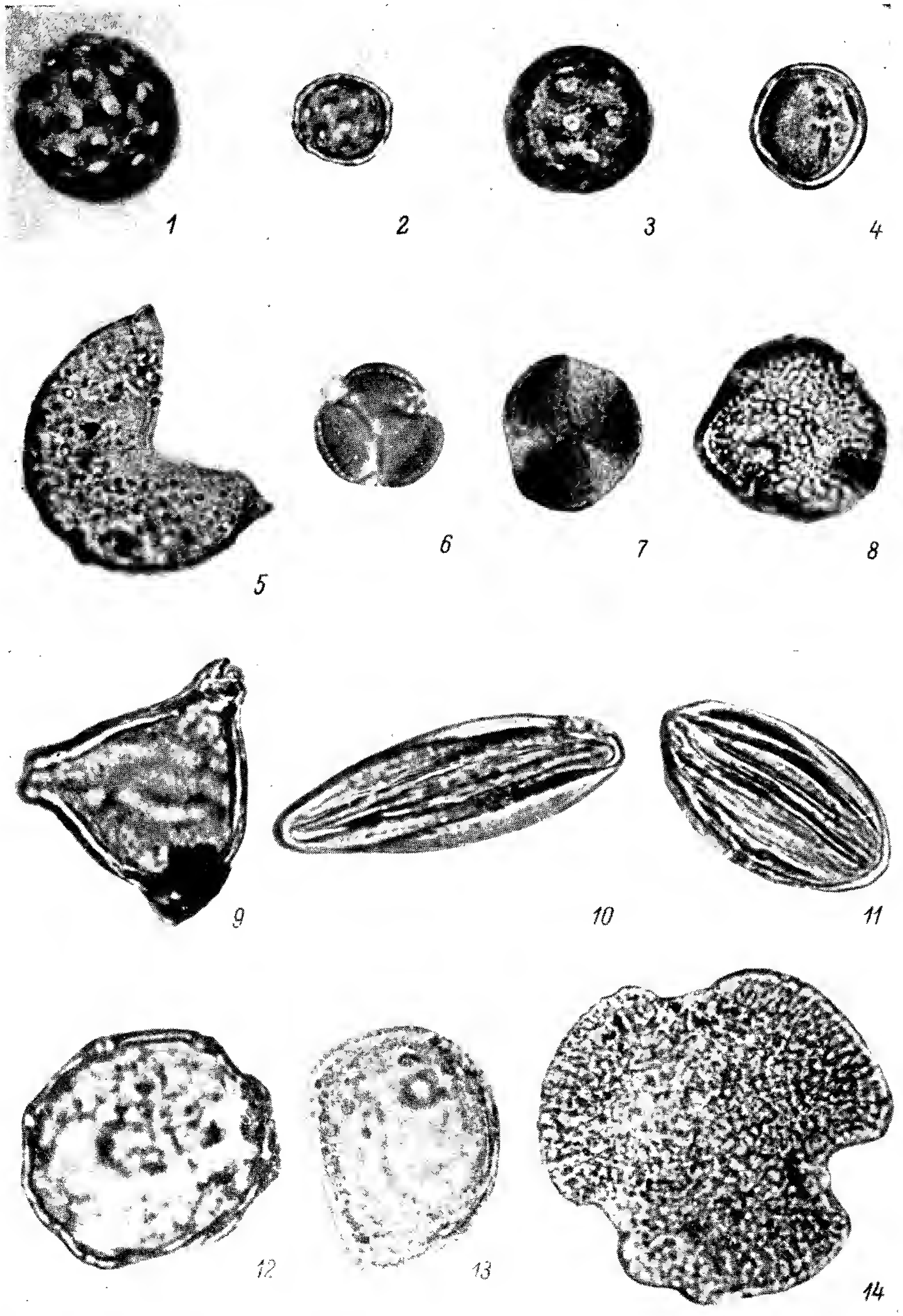
Поверхностная проба разреза с вершины гряды содержала большое количество пыльцы самых разнообразных видов. В ней преобладали пыльцевые зерна травянистых растений. Больше всего было обнаружено пыльцы Маревых и полыней, а также мелкой, трехбороздно-поровой и трехбороздной пыльцы, принадлежащей Тамарисковым, Бобовым, Розоцветным, Губоцветным и, возможно, Норичниковым. Довольно часто попадалась пыльца Свинчатковых и Маковых. Здесь же присутствовала в небольшом количестве пыльца древесных и кустарниковых пород — грецкого ореха, лоха, тамариска и различных видов можжевельника. Возможно, что пыльца ореха была занесена с гор или из садов, где грецкий орех обычно культивируется. Тамариски и лох встречаются в долине повсюду. Пыльца эфедры принадлежала двум видам, широко распространенным в Средней Азии, — *Ephedra equisetina* Bunge и *E. intermedia* Schr. et C. A. M.

Уже на глубине 15 см количество пыльцы в образце резко падает (см. таблицу), но пыльца маревых, полыней и различная мелкая, трехбороздно-поровая пыльца двудольных присутствует. Из древесно-кустарниковых растений были отмечены единичные зерна лоха и тамариска. Значительно беднее, чем в поверхностной пробе, здесь были представлены пыльцевые зерна прибрежно-водных растений. Самым бедным пыльцой оказался образец, взятый на глубине 15—45 см. Интересно то, что следующий образец снова был более богат пыльцой; здесь отмечена пыльца тамариска, увеличилось разнообразие Маревых и прибрежно-водных растений. Количество и состав спор *Bryales* во всех образцах остается довольно стабильным.

Приведенная ниже диаграмма наглядно показывает распределение пыльцы по разрезу.

Особенности фоссилизации пыльцы и спор пустынных областей все еще остаются слабо изученными, поэтому результаты приведенного здесь спорово-пыльцевого анализа могут представлять некоторый методический интерес.

В исследуемом образце особенно бросается в глаза быстрое обеднение пыльцой, начинающееся уже на глубине около 15 см. Богатая пыльцой поверхностная проба,



Микрофотографии пыльцевых зерен. (Увел. 1000).

1 — *Chenopodiaceae* gen. et sp., *2* — *Chenopodiaceae* gen. et sp., *3* — *Chenopodiaceae* gen. et sp., *4* — трехбороздно-поровое зерно травянистого двудольного, *5* — *Juniperus* sp., *6* — *Artemisia* sp. (?), *7* — *Papaver* sp., *8* — *Typha angustifolia* L., *9* — *Elaeagnus orientalis* L., *10* — *Ephedra intermedia* Schr. et Mey., *11* — *Ephedra equisetina* Bge., *12* — *Juglans regia* L., *13* — *Gramineae* gen. et sp. (возможно, *Aeluropus* Trin.), *14* — *Plumbaginaceae* gen. et sp.

Спорово-пыльцевой анализ образцов, взятых по разрезу грядовых песков Каракалпакской степи, в Ферганской долине

Состав пыльцы и спор	Глубина (в см)							
	0—1		1—15		15—45		45—70	
	число зерен	размер (в μ)	число зерен	размер (в μ)	число зерен	размер (в μ)	число зерен	размер (в μ)
Число подсчитанных пыльцевых зерен	261	—	138	—	45	—	52	—
Общий состав								
Пыльца древесных пород	29	—	1	—	—	—	1	—
Пыльца травянистых растений и кустарников	218	—	132	—	37	—	41	—
Споры	14	—	5	—	8	—	10	—
Пыльца древесных пород								
Juglans regia L.	11	32.4	—	—	—	—	—	—
Elaeagnus orientalis L.	3	36.0—39.6	1	36.0	—	—	—	—
Tamarix sp.	4	39.6	—	—	—	—	1	36.0
Juniperus sp.	4	28.8	—	—	—	—	—	—
Juniperus sp.	5	32.4	—	—	—	—	—	—
Juniperus sp.	2	61.0	—	—	—	—	—	—
Пыльца травянистых растений и кустарников								
Gramineae gen. et sp. (возможно, *Aeluropus* Trin.)	5	32.4	—	—	—	—	—	—
Gramineae gen. et sp.	2	18.0	—	—	1	18.0	—	—
Gramineae gen. et sp.	3	25.2	—	—	2	21.6— —25.2	1	21.6
Gramineae gen. et sp.	1	43.2	—	—	—	—	—	—
Gramineae gen. et sp.	—	—	1	28.8	—	—	—	—
Carex sp.	2	25.2	—	—	—	—	—	—
Typha angustifolia L.	2	25.2	1	25.2	1	25.2	3	25.2
Sparganium sp.	3	25.2	—	—	—	—	2	25.2
Alisma sp.	1	14.4	—	—	—	—	—	—
Malvaceae gen. et sp.	2	80	—	—	—	—	—	—
Umbelliferae gen. et sp.	1	36 × 21.6	—	—	—	—	—	—
Leguminosae gen. et sp.	3	25.2	—	—	—	—	—	—
Ephedra equisetina Bge.	16	36.0—39.6	1	36.0	—	—	—	—
Ephedra intermedia Schr. et C. A. M.	9	43.2—56.0	—	—	—	—	—	—
Caryophyllaceae gen. et sp.	11	18.0	2	14.4— —18	—	—	—	—
Chenopodiaceae								
Spirolobeae:								
Salsola sp.	31	18.0	10	18.0	3	18.0	6	18.0
Salsola sp.	8	25.2	—	—	1	25.2— —21.6	1	21.6
Cyclolobeae:								
gen. et sp.	11	14.4	22	14.4	1	14.4	3	14.4
gen. et sp.	14	18.0	24	18.0	3	18.0	3	18.0
gen. et sp.	—	—	4	21.6	2	21.6	2	21.6
Plumbaginaceae gen. et sp.	3	36.0	3	36.0	—	—	—	—
Plumbaginaceae gen. et sp.	13	39.6	—	—	—	—	—	—
Plantaginaceae gen. et sp.	—	—	—	—	1	—	—	—
Compositae:								
Artemisia sp.	17	18.0	5	18.0	3	18.0	3	18.0
Artemisia sp.	4	21.6	—	—	2	21.6	—	—
Anthemideae gen. et sp.	2	21.6	—	—	—	—	7	21.6

Продолжение

Состав пыльцы и зерен	Глубина (в см)							
	0—1		1—15		15—45		45—70	
	число зорен	размер (в μ)	число зерен	размер (в μ)	число зерен	размер (в μ)	число зерен	размер (в μ)
Пыльца неизвестных травянистых двудольных								
трехбороздные	24	18.0—21.6	36	18.0— —21.6	9	18.0	8	18.0
трехбороздно-поровые	24	18.0—25.2	23	14.4— —18.0	8	14.4— —18.0	2	18.0
Споры								
Bryales	14	10.8—25.2	5	14.4— —18.0	8	14.4— —18.0	10	14.4

Примечание. Микрофотографии пыльцевых зерен ряда растений даны в таблице (см. таблицу). Неолитические каменные орудия найдены как на поверхности, так и в понижениях между барханами.

сменяется образцами, содержащими лишь единичные пыльцевые зерна — всего лишь несколько видов Маревых и полыней; полностью исчезает пыльца древесных пород.

Из данных спорово-пыльцевого анализа видно, что наибольшей устойчивостью к влиянию условий фоссилизации пустынь и других местных особенностей обладают Маревые, полыни и споры *Bryales*, т. е. пыльца и споры тех растений, которые являются наиболее характерными для спорово-пыльцевых комплексов пустынь и полупустынь.

Чем же можно объяснить бедность пыльцой исследованных образцов? Известно, что эоловые отложения, перемытые потоками пески и поверхность соленых озер содержат очень небольшое количество пыльцы или вовсе лишены ее. Можно предположить также, исходя из сопоставления описания почвенного разреза и анализа почвенных образцов со спорово-пыльцевыми данными, что имеется некоторая взаимосвязь между степенью засоленности почв, присутствием в ней гипса и количеством пыльцы. Это подтверждается отчасти и тем, что образцы, взятые на вершине гряды, заключали больше пыльцы, чем образцы из понижения, где, естественно, существовала более сильная засоленность почвы.

Доказательством этому может служить описание почвенного разреза и некоторые результаты анализа почвенных образцов, взятых на тех же глубинах, что и образцы для спорово-пыльцевого анализа.

Описание разреза имеет следующий вид:

0—1 см — корка светло-серого цвета, сухая, легкий суглинок, переходящий в супесь; средне-засоленный (сухой остаток — 1.462%).

1—15 см — горизонт буровато-серый, сухой, слегка супесчаный, плотный, мелкокомковатый с выцветами солей; сильно засоленный (сухой остаток — 2.138%).

15—45 см — легкий серовато-бурый суглинок, переходящий в супесь, плотный, пылеватый, с кристаллами гипса; сильно засоленный (сухой остаток — 2.206%).

45—70 см — бурый, влажный, легкий суглинок, переходящий в супесь, очень плотный, пылеватый, много кристаллов гипса; средне-засоленный (сухой остаток — 1.294%).

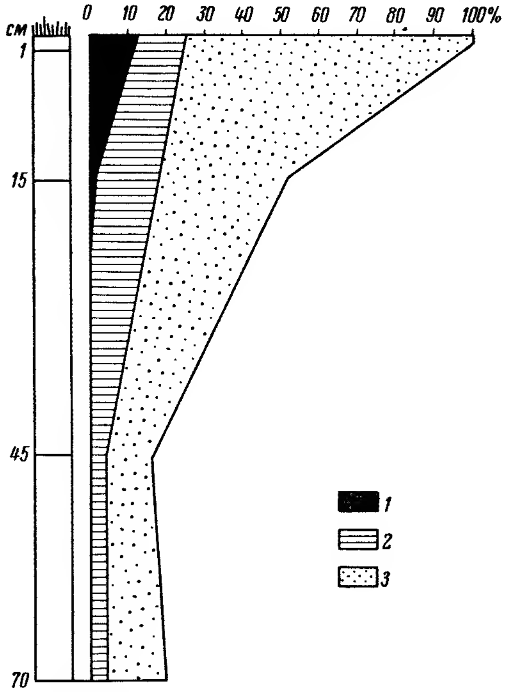
Как видно из описания, наибольшая засоленность почв, наблюдающаяся по разрезу на глубине между 15 и 45 см, как раз и совпадает с наименьшим содержанием пыльцы в образцах.

Отличительной чертой исследованных нами образцов может служить отсутствие в поверхностных и более глубоких пробах перенесенной на дальние расстояния пыльцы бореальных древесных пород — сосны, березы, ольхи и некоторых других, тогда как в пустынях западной Туркмении заносная пыльца этих пород играет значительную роль в поверхностных пробах (Мальгина, 1958). В четвертичных отложениях Узбекистана заносная пыльца бореальных пород была тоже отмечена. Существенно, что в большем количестве эта пыльца присутствовала в более древних отложениях, в то время как в более молодых она почти не встречалась (Швецова, 1964).

Отсутствие заносной пыльцы в исследованных нами образцах, возможно, объясняется физико-географическими условиями Ферганской долины, особенностями воздушных течений и очень большой удаленностью долины от мест современного произрастания названных пород.

Полученные нами результаты хорошо согласуются с данными Е. М. Швецовой (1964), которая исследовала 370 образцов четвертичных отложений Западной Ферганы, Приташкентского района и Южного Приаралья. Исследованные ею образцы содержали очень небольшое количество пыльцы и спор, а часто и вовсе были пустыми. Пыльцевые спектры из удаленных друг от друга территорий в основном были сходны между собой. В них преобладала пыльца травянистых растений — Маревых, полыней и злаков. Швецова отмечает, что спорово-пыльцевые спектры по всему разрезу четвертичных отложений в основном однотипны и что на протяжении всего четвертичного периода на территории равнинного Узбекистана господствовал травянистый тип растительности.

Возможно, что однотипность спорово-пыльцевых спектров объясняется разрушением большей части пыльцы в связи с особенностями фоссилизации ее в пустынных условиях. Сохранение пыльцы лишь немногих растений — Маревых, полыней и спор *Bryales*, может создавать видимое однообразие четвертичных спектров.



Пыльцевая диаграмма грядовых песков в центре Ферганской долины.

1 — пыльца древесных пород; 2 — пыльца *Chenopodiaceae*; 3 — общий состав пыльцы и спор.

Проведенный нами анализ имел целью выяснение возможности применения палинологического метода для археологических исследований в Ферганской долине. Получение необходимых для археолога сведений, показывающих малозаметные изменения в составе растительности, требует возможно более точного определения пыльцы растений и усовершенствования методики обработки пустынных образцов. В связи с этим отметим интересные данные, полученные при использовании нового способа обработки образцов из пустыни юго-запада США. Эти образцы исследовались в ультрафиолетовом свете, без химической их обработки (Martin, 1964). Такой способ исследования может облегчить, в частности, предварительный просмотр образцов из четвертичных отложений, которые очень часто не содержат пыльцы и спор.

Изученный нами небольшой разрез характеризует лишь незначительный отрезок времени, за который не произошло существенных экологических и физико-географических изменений. Возможно, время от времени происходили только очень небольшие колебания уровня воды в водоемах, на что указывают изменения состава и количества прибрежно-водных растений.

Таким образом, природные условия в Каракалпакской степи, существовавшие в период отложения почвенных слоев, вскрытых по разрезу, были примерно теми же, что и в настоящее время, а состав растительности их, видимо, был близок к современному.

Исследованные образцы обрабатывались щелочным методом в Лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского нефтяного геолого-разведочного института (ВНИГРИ).

Автор приносит благодарность кандидату исторических наук Ю. А. Заднепровскому за переданные для изучения образцы и ценные указания, сделанные им по ходу работы.

Литература

Гладкова А. Н. и С. Р. Самойлович. (1954). Морфология пыльцы некоторых видов тропических и аридных субтропических растений. Пустыни СССР и их освоение, II : 634—718. — Гричук М. П. (1954). Распространение рода *Ephedra* в четвертичном периоде на территории СССР в связи с историей ландшафтов. Материалы по палеогеографии. Московский университет: 45—68. — Зорин А. В., Е. М. Малеев, И. Г. Саудков. (1963). Критерий комплексного палеогеографического анализа. — Мальгина Е. А. (1958). Спорово-пыльцевые спектры четвертичных и верхнеплиоценовых отложений Западной Туркмении. ДАН СССР, 120; 3 : 633—635. — Мальгина Е. А. (1964). Палеогеографические условия Западной Туркмении в конце плиоцена и в начале четвертичного периода (по данным спорово-пыльцевого анализа). М. (Автореферат). — Пыльцевой анализ. (1950). — Тюремнов С. Н. (1962). Сохранность пыльцы в торфяных и озерных отложениях голоцена. К первой Международной палинологической конференции (Таксон, США). Доклады советских палинологов : 49—54. — Федорова Р. В. (1960). О земледельческих культурах в древнем Хорезме по данным пыльцевого анализа. Мат. Хорезмской экспедиции, 7 : 203—206. — Швецова Е. М. (1964). Спорово-пыльцевые спектры четвертичных отложений некоторых районов Узбекистана. Сборник научных трудов. Институт геологии и геофизики им. Х. М. Абдуллаева АН УзССР, 3 : 134—139. — Martin P. S. (1964). Detection of fresh and fossil pollen with fluorochromes. Nature, 202, 4929 : 315—316.

(Получено 22 IV 1965).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

УДК 581.331.2 : 582.982

Л. А. Алешина

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ К СИСТЕМАТИКЕ ТРИБЫ *FEVILLEAE* PAX СЕМ. ТЫКВЕННЫХ *CUCURBITACEAE* JUSS.

С 3 таблицами рисунков

Согласно системе Пакса (Müller u. Pax, 1894), сем. Тыквенных делится на 5 триб. Триба *Fevilleae* объединяет 15 родов, что составляет около 12% всего состава семейства. Первоначально она подразделялась на 4 подтрибы и насчитывала 11 родов. Впоследствии количество подтриб увеличилось до 5, а родов — до 15.

Как справедливо замечает Джеффри (Jeffrey, 1964), в работе по систематике обширного сем. Тыквенных невозможно игнорировать палинологические данные. Исследования пыльцевой морфологии отдельных родов и видов семейства подтверждают или отрицают намеченные систематиками связи между родами, трибами и подтрибами.

Помимо этого, изучение пыльцевых зерен представителей трибы *Fevilleae* очень интересно и с точки зрения пыльцевой морфологии. У пыльцевых зерен тыквенных наблюдается разнообразие простых и сложных апертур, различные типы скульптуры экзины, супратегиллюм и супратегиллярные образования.

Краткие описания и изображения пыльцевых зерен отдельных представителей трибы можно найти в работах различных авторов (Humbert, 1944; Erdtman, 1952; Tarnavschi si Râdulescu, 1961; Awasthi, 1962; Marticorena, 1963). Наиболее полным в количественном отношении является исследование Мартикорена (Marticorena, 1963). Им были исследованы почти все роды трибы. Однако работа была выполнена как палинологическая иллюстрация к системе семейства, предложенной Джеффри (Jeffrey, 1962). Автор дает лишь NPC — ключ (Erdtman a. Straka, 1961) для пыльцевых зерен всего сем. Тыквенных, приводя немногочисленные примеры отклонений в строении пыльцевых зерен отдельных видов и родов. Им не исследуется достаточно глубоко морфология пыльцевых зерен, не намечаются четкие палинологические группы. В какой-то мере это обусловлено тем, что NPC — ключ не может дать полного представления о строении пыльцевых зерен. Например, в ключе не приводится почти никаких данных о строении апертур зерна, о типе скульптуры и ее элементах, в то время как для тыквенных, большинство которых имеет трехборозднооровые пыльцевые зерна с сетчатой скульптурой экзины, эти признаки очень важны как для характеристики пыльцевых зерен, так и для выяснения взаимоотношений между родами и видами.

Настоящая работа является частью исследования морфологии пыльцевых зерен 70 родо́в семейства.[1]

Из представителей трибы *Fevilleae* было просмотрено 13 родов и 38 видов, не было материала по родам *Zigosicyos* Humb. и *Alsomitra* Roem.

Для всех исследованных родов характерен трехборозднооровый тип пыльцы. Пыльцевые зерна чаще всего шаровидные, иногда продолговатые (*Actinostemma* Griff., *Gomphogyne* Griff.), в очертании с полюса округло-треугольные или трехлопастные; с экватора округлые, эллиптические или широкоэллиптические. Для пыльцевых зерен всех родов характерны сложные апертуры.

Обычно сложная апертура состоит из несовпадающих по очертанию наружной и внутренней апертур (Erdtman, 1952, 1963; Takeoka a. Stix, 1963). Наружная апертура носит название кольпа (colpus), внутренняя — ора (ora).

У пыльцевых зерен представителей трибы *Fevilleae* кольпа веретеновидная, суженная к полюсам, концы ее закругленные, реже заостренные. Края кольпы ровные или слегка волнистые, обычно утолщенные. Утолщение образуется за счет расширения мэкзины и частично нэкзины. Из этих слоев состоит мембрана кольпы, она может быть гладкой или нести зернышки сэкзины. У рода *Bolbostemma* Franquet (при спиртовой обработке материала) на мембране кольпы хорошо заметен сетчатый узор сэкзины. Высота и толщина столбиков, составляющих ячеи сетки мембраны, значительно меньше таковых на мезокольпиумах. При ацетолизной обработке сетчатый узор разрушается.

Ора округлая или широкоэллиптическая, с ровным или слегка волнистым, утолщенным краем. У пыльцевых зерен большинства родов трибы оры продолговатовытянутые. Исключением являются пыльцевые зерна родов *Gerrardanthus* Harv., *Bolbostemma* Franquet и вида *Thladiantha africana* C. Jeffr., для них характерны поперечно вытянутые оры (табл. I, *2*, *5*, *8*). При образовании оры в большинстве случаев выклиниваются подстилающий и мэкзинный слои. В случае, когда ора закрыта скульптурной мембраной (*Gerrardanthus* Harv.), толщина столбикового слоя, тегиллюма и супратегиллюма несколько уменьшается. Наиболее утонченной частью мембраны оры является часть, приходящаяся на кольпу. Обычно она состоит из нэкзины — гладкой или несущей зернышки сэкзины. В некоторых случаях нэкзинная мембрана разрывается, и в центре оры образуется сквозное отверстие. Отверстие может быть округлым или меридионально вытянутым, с неровным краем. Наличие отверстия не может считаться руководящим признаком для отдельных родов или видов трибы, так как разрыв мембраны происходит в процессе обработки пыльцевых зерен. В препарате одного вида в поле зрения встречаются зерна как с целой, так и с частично разрушенной мембраной оры.

Толщина экзины пыльцевых зерен колеблется от 1.2 μ до 2.4 μ. У родов *Thladiantha* Bunge и *Indofevillea* Chatterjee она достигает 2.4—4.8 μ. В некоторых случаях, как например у *Thladiantha hookeri* Clarke, толщина экзины составляет 5.4—6 μ. Количество слоев оболочки пыльцевых зерен довольно значительно. На оптическом разрезе пыльцевых зерен большинства родов четко заметны: интина, нэкзина, мэкзина, подстилающий слой, столбиковый слой, тегиллюм или супратегиллюм.

Интина состоит из эуинтины и эксинтины (Куприянова, 1956). Эунтина тонкая, равномерно распределенная по всей поверхности пыльцевого зерна. Эксинтина вдвое и больше превосходит по толщине эуинтину, значительно утолщается в области апертур.

Нэкзина тонкая, всегда составляет мембрану кольпы, утолщается у краев сложной апертуры.

Мэкзина четко прослеживается у всех родов трибы, хорошо отличается от остальных слоев своей рыжеватой окраской. В области оры происходит утолщение этого слоя, особенно у родов *Bolbostemma* и *Gerrardanthus*. Саад (Saad, 1964), изучая строение оболочек пыльцевых зерен некоторых родов тыквенных, приходит к выводу, что в состав их оболочки, помимо интины и экзины, входит медина. Необходимо заметить, что слой, принимаемый Саадом за медину, есть ничто иное, как эксинтина, которая очень сильно развита в оболочке пыльцевых зерен тыквенных. Доказательствами этого является участие медины в образовании пыльцевой трубки и разрушение ее при ацетолизе.

Подстилающий слой хорошо заметен у родов *Thladiantha* Bunge, *Indofevillea* Chatterjee, *Bolbostemma* Franquet. У некоторых видов рода *Thladiantha* он достигает 0.6 μ толщины. При растирании пыльцевых зерен крупные столбики столбикового слоя отделяются от других слоев экзины вместе с подстилающим слоем. Подобно нэкзине, подстилающий слой может составлять мембрану кольпы, в области оры происходит его выклинивание.

Столбиковый слой имеется у всех тыквенных, но столбики прослеживаются четко не у всех родов (*Neoalsomitra clavigera* [Roem.] Hutch. и др.). Столбики палочковидные, иногда слегка расширенные к основанию, густо расположенные. Строение столбикового слоя *Thladiantha* Bunge (подрод *Thladiantha*) и *Indofevillea* Chatterjee очень своеобразно. В столбиковом слое этих родов отмечаются 2 типа столбиков. На подстилающем слое сидят крупные, редко расположенные булавовидные столбики, у части видов они видоизменились в крупные палочковидные столбики с копьевидными или эллиптическими головками. Между крупными столбиками расположены тонкие, палочковидные, слегка расширенные книзу столбики, которые заканчиваются у половины или трети высоты головки крупного столбика (табл. II, *1a*, *3*, *10a*). У некоторых родов (*Actinostemma* Griff., *Bolbostemma* Franquet и др.) головки столбиков, сливаясь, образуют тегиллюм.

Тегиллюм обычно гладкий, иногда слегка волнистый, чаще всего тонкий.

У упомянутых выше *Thladiantha* и *Indofevillea* раздельно стоящие столбики сверху перекрыты супратегиллюмом. Толщина его не везде одинакова. Головки крупных столбиков покрыты тонким слоем супратегиллюма, а тонкие столбики более толстым слоем, часто вдвое и более превосходящим по толщине тонкий слой. Возможно, что такая большая толщина супратегиллюма создается за счет слияния супратегиллюма с тегиллюмом, образовавшимся в результате срастания головок тонких столбиков. Однако провести четкую границу между этими слоями невозможно.

---

[1] Пыльцевой материал большинства родов был отобран с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Часть образцов была получена от д-ра Джеффри (C. Jeffrey) из Гербария Королевского ботанического сада в Кью, Великобритания; материал по роду *Gerrardanthus* Harv. прислан проф. Мёсе (A. D. J. Meeuse), за что автор выражает им искреннюю благодарность.

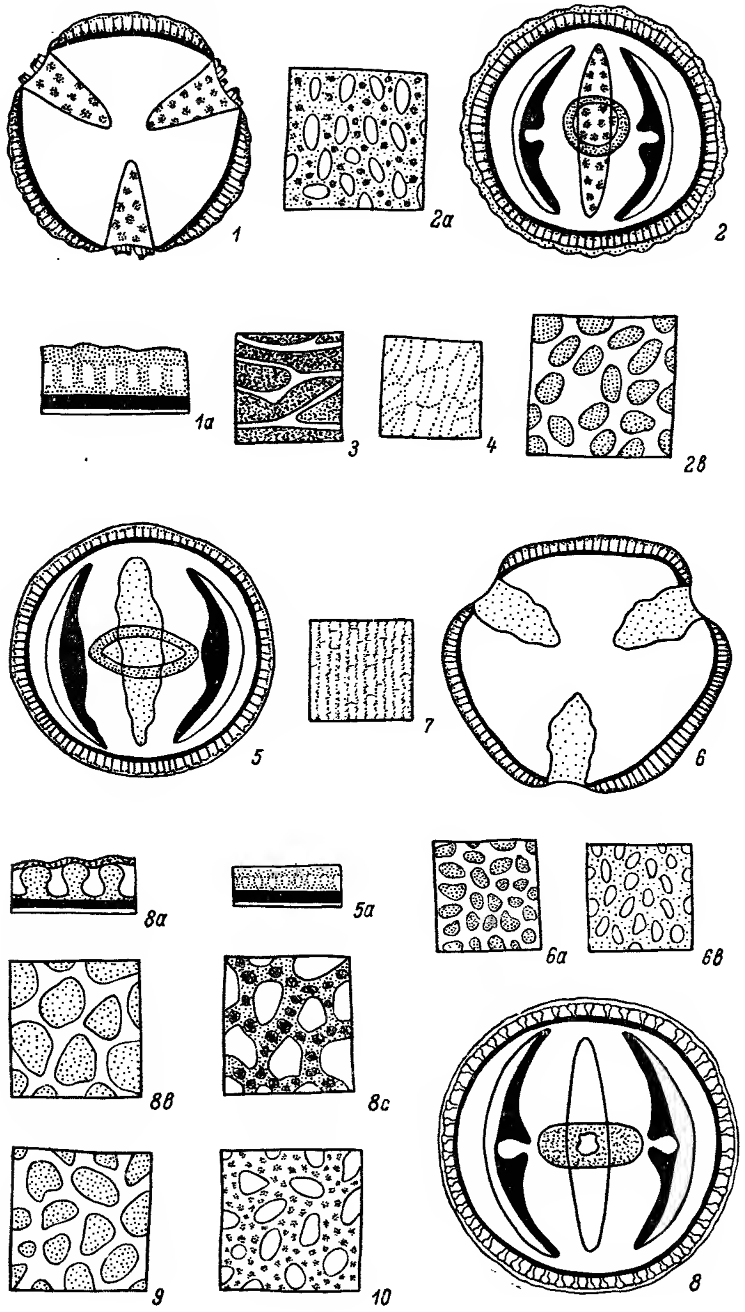


Таблица I

Пыльцевые зерна *Cucurbitaceae*. *1*, *2*, *5—6*, *8* — увел. 1000; *2a*, *2b*, *3—4*, *6a*, *6b*, *7*, *8b*, *8c*, *9—10* — увел. 2000; *5a*, *8a* — увел. 3000.

1, *1a*, *2*, *2a*, *2b* — *Bolbostemma biglandulosum* Franquet; *3* — *Xerosicyos danguyi* Humb.; *4* — *Hemsleya chinensis* Cogn.; *5*, *5a*, *6*, *6a*, *6b* — *Gerrardanthus macrorhizus* (Harv.) Benth. et Hook. f.; *7* — *Anisosperma passiflora* (Vell.) Manso; *8*, *8a*, *8b*, *8c* — *Thladiantha africana* C. Jeffr.; *9*, *10* — *Thladiantha borneensis* Merr.

Скульптура пыльцевых зерен трибы *Fevilleae* довольно однообразна. 9 родов имеют полосатую скульптуру, полосы идут параллельно друг другу и связаны анастамозами (табл. 1, 7). Наиболее четко они заметны у *Actinostemma* Griff. В этом случае при поворотах микровинта становятся заметны маленькие, но глубокие четырехугольные ячейки. Таким образом, можно в какой-то мере говорить о наличии у этих родов мелкосетчатой скульптуры экзины. Однако ни один из видов рода *Actinostemma* Griff. не имеет сетки такого типа, который изображен Авасти (Awasthi, 1962) для пыльцевых

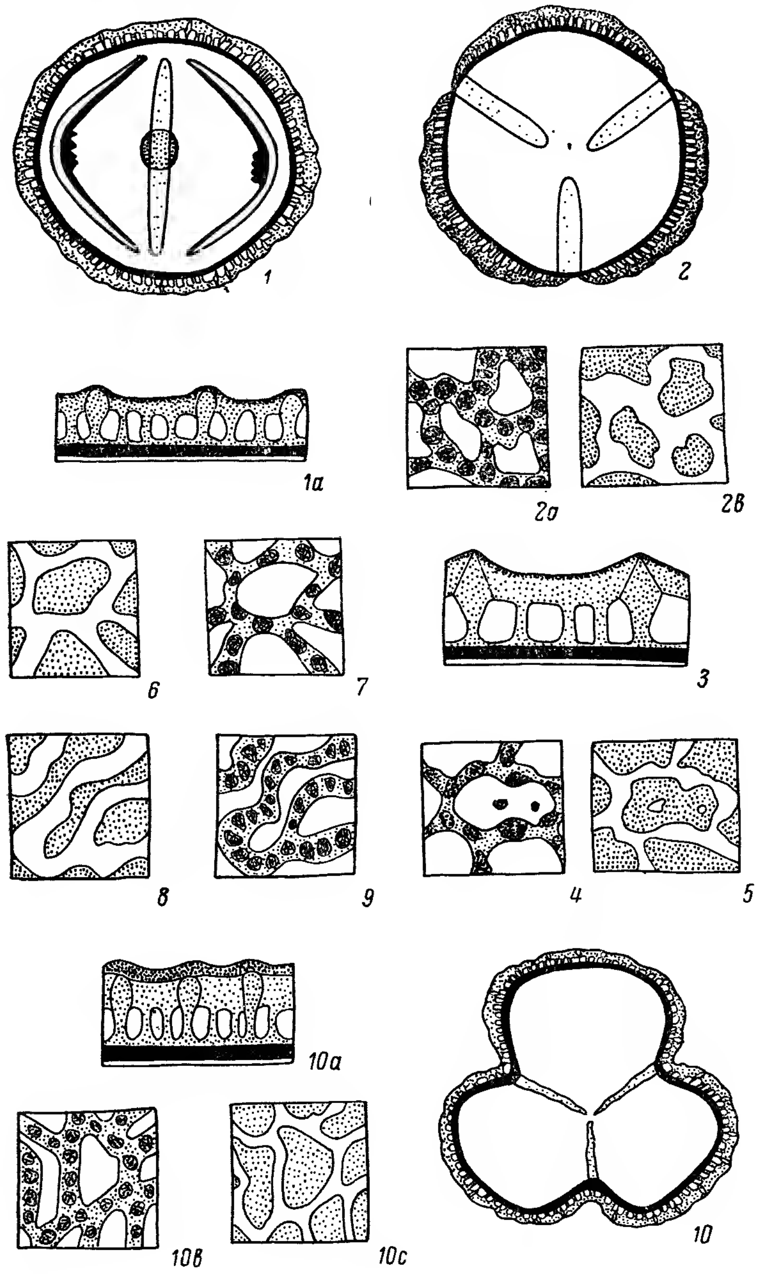


Таблица II

Пыльцевые зерна *Cucurbitaceae*. *1*, *2*, *10* — увел. 1000; *2a*, *2b*, *4—9*, *10b*, *10 c* — увел. 2000; *1a*, *3*, *10a* — увел. 3000.

1, *1a*, *2*, *2a*, *2b* — *Thladiantha dubia* Bunge; *3—5* — *Thladiantha cordifolia* Cogn.; *6*, *7* — *Thladiantha calcarata* (Wall.) Clarke; *8*, *9* — *Thladiantha hookeri* Clarke; *10*, *10a*, *10b*, *10c* — *Indofevillea khasiana* Chatterjee.

зерен *Actinostemma tenerum* Griff. Некоторое отклонение от обычной полосатой скульптуры наблюдается у *Hemsleya chinensis* Cogn. и *Xerosicyos* Humb. (табл. I, *3*, *4*). У обоих родов не наблюдается полос, параллельных друг другу. Пыльцевые зерна *Gerrardanthus* Harv., *Bolbostemma* Franquet, *Thladiantha* Bunge, *Indofevillea* Chatterjee имеют сетчатую скульптуру экзины. Форма, размеры, высота ячей у всех четырех родов различны.

Для рода *Gerrardanthus* характерна сетка с очень мелкими, округло-угловатыми ячеями. Наибольшее сходство по скульптуре экзины этот род обнаруживает с *Echinocystis* Torr. et Gray из трибы *Sicyoideae* Schrad. Неглубокие ячеи сетки с толстыми стенками прослеживаются у *Bolbostemma*. Очень своеобразна скульптура экзины у *Thladiantha* и *Indofevillea*. Пыльцевые зерна этих родов имеют сетку с крупными, извилистыми, округлоизвилистыми или округлыми ячеями. Длина ячей достигает 10.8—12 μ при ширине 3—3.6 μ (табл. II, *6—9*).

На основании морфологии пыльцевых зерен роды трибы *Fevilleae* можно разделить на несколько групп. При этом необходимо учитывать целый комплекс признаков: строение сложных апертур, толщину и строение экзины, характер ее скульптуры и другие более мелкие признаки. В зависимости от скульптуры экзины пыльцевых зерен представителей трибы можно разбить на 2 неравноценные по количеству родов группы. Первую группу составляют роды *Gerrardanthus*, *Thladiantha*, *Bolbostemma*, *Indofevillea*, т. е. роды, пыльцевые зерна которых имеют сетчатую скульптуру. Остальные роды, имеющие полосатую скульптуру, относятся ко второй группе. На основании строения сложной апертуры первая группа родов подразделяется на 2 подгруппы. Роды *Gerrardanthus*, *Bolbostemma* и подрод *Microlagenaria* рода *Thladiantha*, имеющие поперечно вытянутую, крупную ору, относятся к первой подгруппе (табл. I, *2*, *5*, *8*). Для рода *Indofevillea* и подрода *Thladiantha* рода *Thladiantha* характерна меридионально вытянутая ора, эти роды относятся ко второй подгруппе (табл. II, *1*). Однако полного единства внутри подгруппы не наблюдается, так как характер сетки всех родов, за исключением *Thladiantha* (подрод *Thladiantha*) и *Indofevillea*, различен.

В отличие от первой группы, вторая группа родов характеризуется почти полным единообразием в строении скульптуры пыльцевых зерен и их мелкими размерами; экваториальный диаметр и полярная ось пыльцевых зерен очень редко превышают 30 μ. Подразделение этой группы на более мелкие подгруппы на данном этапе исследований невозможно (табл. III, *3—7*).

По палинологическим данным, среди родов, входящих в трибу, наиболее продвинутым, по-видимому, будет род *Gerrardanthus*. Он имеет пыльцевые зерна с более продвинутым типом сложной апертуры и маленькими, глубокими ячеями сетки.

Пыльцевые зерна родов *Thladiantha* (подрод *Thladiantha*) и *Indofevillea* обладают целым рядом древних признаков: полярная ось меньше экваториального диаметра, ячеи сетки крупные, извилистые, изредка незамкнутые; длинные борозды иногда сливаются в синкольп. Это подтверждает мнение некоторых авторов о древности рода *Thladiantha* среди других представителей семейства (Пангало, 1955; Попов, 1956; Jeffrey, 1962).

Род *Thladiantha* Bunge настолько интересен по морфологии пыльцы, что мы позволим себе более подробно остановиться на строении его пыльцевых зерен. Род насчитывает свыше 25 видов, распространенных преимущественно в Восточной и Юго-Восточной Азии. Наибольшее число видов встречается в Китае. В СССР заходит ареал лишь одного вида — *Thladiantha dubia* Bunge. Кроме того, Джеффри (1962) описал один вид рода — *Thladiantha africana* C. Jeffr. из Центральной Нигерии и Танганьики. Вид оказался наиболее сходным с *T. borneensis* Merr. и *T. siamensis* Graib., а также с двумя китайскими видами *Thladiantha* sp. A. и *Thladiantha* sp. B. Род подразделяется на 2 подрода: *Microlagenaria* C. Jeffr. (тип подрода *T. africana* C. Jeffr.) и *Thladiantha* (тип подрода *T. dubia* Bunge) (Jeffrey, 1962). В подрод *Microlagenaria* входят африканский и близкие к нему виды рода, все остальные относятся к подроду *Thladiantha*.

По своему строению пыльцевые зерна двух подродов резко различаются между собой.[1] Пыльцевые зерна подрода *Thladiantha* сплюснуты по полярной оси, имеют узкие или широкие длинные борозды. Ора направлена меридионально, слабо заметна (за исключением *T. cordifolia* Cogn. и *T. hookeri* Clarke) покрыта мембраной, несущей зернышки сэкзины. Ячеи сетки крупные, извилистые или округлоизвилистые. Столбиковый слой состоит из двух типов столбиков, покрытых сверху супратегиллюмом.

Пыльцевые зерна подрода *Microlagenaria* отличны от пыльцевых зерен описанного выше подрода как по строению сложной апертуры, так и по скульптуре экзины. В то время как в подроде *Thladiantha* наблюдается полное единообразие в строении пыльцевых зерен с вариациями в размерах зерен, форме и размерах столбиков и ячей сетки, в подроде *Microlagenaria* строение пыльцевых зерен различно и внутри подрода. Единым является лишь трехборозднооровый тип пыльцевых зерен, тонкая по сравнению с подродом *Thladiantha* экзина и сложная сетка. Пыльцевые зерна *T. africana* C. Jeffr. имеют поперечно вытянутую ору, экзина состоит из однотипных палочковидных столбиков с округлыми головками, ячеи сетки крупные, многоугольноокруглые. У *T. borneensis* Merr. ора также поперечно вытянутая, но экзина состоит из булавовидных столбиков; ячеи сетки мелкие, неглубокие, стенки ячей состоят из двух рядов столбиков. Таким образом, палинологические данные не подтверждают отмеченное Джеффри (Jeffrey, 1962) сходство между видами внутри подрода *Microlagenaria*.

Этот же автор считает, что подрод *Microlagenaria* в строении тендрил обнаруживает некоторое сходство с подсем. *Zanonioideae* C. Jeffr. Однако наличие у рода горизонтальных семяпочек, некрылатых семян и некоторые другие признаки позволили ему отнести этот род к подсем. *Cucurbitoideae* Endl. На промежуточное положение рода указывают и данные палинологии. Пыльцевые зерна рода имеют меридионально вытянутую ору — признак, характерный, за редким исключением, для подсем. *Zanonioideae* — и сетчатую скульптуру экзины, широко распространенную среди родов дру-

---

[1] Нами исследовано 15 видов подрода *Thladiantha* и 2 вида подрода *Microlagenaria*.

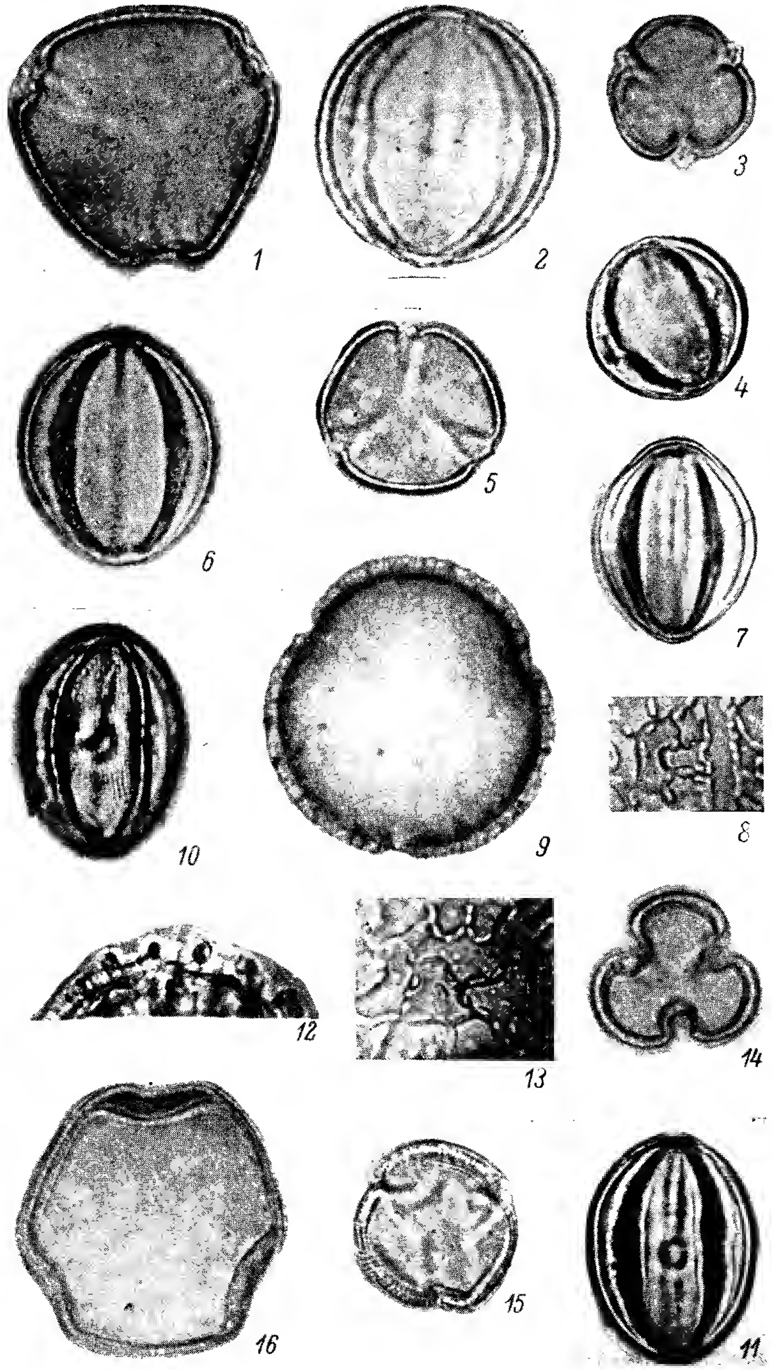


Таблица III

Микрофотографии пыльцевых зерен *Cucurbitaceae*: (Увел. 1000).

1, 2 — *Bolbostemma biglandulosum* Franquet; *3, 4* — *Xerosicyos perrieri* Humb.; *5* — *Neoalsomitra sarcophylla* (Wall.) Hutch.; *6* — *Fevillea albiflora* Cogn. var. *glaziorii* Cogn.; *7* — *Fevillea trilobata* L. var. *longipedicellata* Cogn.; *8* — *Thladiantha calcarata* (Wall.) Clarke; *9* — *Thladiantha dubia* Bunge; *10, 11* — *Actinostemma lobatum* Maxim.; *12, 13* — *Thladiantha cordifolia* Cogn.; *14* — *Actinostemma tenerum* Griff.; *15* — *Gomphogyne cissiformis* Griff.; *16* — *Gerrardanthus macrorhizus* (Harv.) Benth. et Hook. f.

того подсемейства. В новой системе тыквенных (Jeffrey, 1962) *Thladiantha* сближена с *Momordica* L., оба рода помещены в одну подтрибу *Thladianthinae* Pax. Пыльцевые зерна *Thladiantha* отличаются от таковых *Momordica* строением и скульптурой экзины и меридионально расположенной орой. Наибольшее сходство с родом *Momordica* по пыльцевым зернам имеет *T. africana* C. Jeffr., однако проявляется оно лишь в поперечно вытянутой оре и несколько угловатых ячеях сетки.

По строению пыльцевых зерен род *Thladiantha* (подрод *Thladiantha*) очень близок к роду *Indofevillea*; их пыльцевые зерна имеют сходное строение апертур, 2 типа столбиков и определенный характер ячей сетки. В систематическом отношении эти роды также близки (Chatterjee, 1947—1948). Наибольшее сходство по листьям наблюдается с *T. calcarata* (Wall.) Clarke, а по строению пыльцевых зерен — с *T. calcarata* (Wall.) Clarke var. *tonkinensis* Cogn. Таким образом, эти 2 рода составляют единую палинологическую группу, целиком соответствующую систематической группе — подтрибе *Thladianthinae* Pax. Что касается других подтриб трибы *Fevilleae*, то четкого разграничения их по пыльцевым зернам провести не удается. Исключение, возможно, составляет подтриба *Xerosicyoinae* Humb., отличающаяся от других подтриб своей полосатой скульптурой с непараллельными полосами.

Несмотря на кажущуюся однородность пыльцевых зерен трибы, данные по их морфологии помогают в разрешении некоторых систематических вопросов. Ограничимся двумя примерами. Пыльцевые зерна *Hemsleya trifoliata* Cogn. резко отличаются от таковых остальных видов *Hemsleya* Cogn. и почти идентичны с пыльцевыми зернами *Thladiantha hookeri* Clarke, отличаясь от них лишь размерами и шириной борозд. Это подтверждает мнение некоторых авторов (Chakravarty, 1959, и др.) о том, что *Hemsleya trifoliata* Cogn. является формой *trifoliata* (Cogn.) Chakravarty вида *Thladiantha hookeri* Clarke var. *palmatifolia* Chakravarty. Род *Bolbostemma* Franquet, выделенный из рода *Actinostemma* Griff. (Franquet, 1930), имеет пыльцевые зерна, отличные как от пыльцевых зерен *Actinostemma*, так и от пыльцевых зерен других родов подтрибы и трибы.

В системе Джеффри (1962, 1964) почти вся триба *Fevilleae*, за исключением *Thladiantha* Bunge и *Indofevillea* Chatterjee, относится к подсем. *Zanonioideae* C. Jeffr. Сюда же автор включил подтрибу *Sicydinae* Pax. и род *Gynostemma* Blume, состав подтриб не претерпел существенных изменений. В новой системе подтриба *Xerosicyoinae* Humb. аннулирована, а ее роды *Xerosicyos* Humb. и *Zygosicyos* Humb. перенесены в трибу *Gomphogyninae* Pax. Кроме того, род *Gynostemma* Blume введен в подтрибу *Gomphogyninae* Pax.

Палинологические данные не противоречат возможности соединения указанных выше родов с родами трибы *Fevilleae* в одно подсемейство.[1] Для этих родов также характерен трехборозднооровый тип пыльцевого зерна с параллельной полосатой скульптурой и меридионально вытянутой орой. Более конкретной связи между родами трибы и вновь присоединенными родами наметить не удается.

Таким образом, в результате палинологической обработки трибы *Fevilleae* возможно наметить внутри трибы 2 крупные палинологические группы, одна из которых подразделяется на 2 более мелкие подгруппы. Палинологические данные подтверждают разделение рода *Thladiantha* Bunge на 2 подрода. Однако они указывают на полную однородность лишь подрода *Thladiantha*. Представители подрода *Microlagenaria* имеют пыльцевые зерна с различными типами сетки. Наиболее близкими по строению пыльцевых зерен родами трибы являются роды, объединенные Джеффри вместе с этой трибой в подсем. *Zanonioideae*.

Литература

Куприянова Л. А. (1956). К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен. Бот. журн., 8. — Пангало К. И. (1955). Происхождение и эволюционный путь бахчевых культур. Проблемы ботаники, 2. — Попов В. В. (1956). Географическое распространение и кормовые связи рода Ctenoplectra F. Sm. (Hymenoptera, Melittidae). ДАН, 108, 5. — Awasthi P. (1962). Palynological investigations of *Cucurbitaceae*. II. Proceedings of the National Institute of Sciences of India, 18, 5. — Chakravarty H. L. (1959). Monograph on Indian *Cucurbitaceae*. Rec. of the Botan. Sur. of Ind., XVII, 1. — Chatterjee D. (1947—1948). A new genus of *Cucurbitaceae*. Kew Bull., 2. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. (An introduction to Palynology), 1. — Erdtman C. (1963). Palynology, in Advan. Botan. Research, 1. — Erdtman G. a. H. Straka. (1961). Cormophyte spore classification. Geol. fören. förhandl., 83, 1. — Franquet M. R. (1930). L'*Actinostemma paniculatum* Maxim. ex Cogniaux doit constituer un centre nouveau de Cucurbitacees. Bull. Mus. Nat. D'Hist. Natur., 2°, 11. — Humbert H. (1944). Les Cucurbitacees — Fevillees de Madagascar. Bull. Soc. Botan. France, 91. — Jeffrey C. (1962). Notes on *Cucurbitaceae*, including a proposed new classification of the family. Kew Bull., 15, 3. — Jeffrey C. (1964). A note on pollen morphology in *Cucurbitaceae*. Kew Bull., 17, 3. — Marticorena C. (1963). Material para una monografia de la morfologia del polen de *Cucurbitaceae*. Grana Palynol., 4 : 1. — Müller E. und T. Pax. (1894). *Cucurbitaceae*. In Engl. et Prantl., Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV, 5. — Saad S. (1964). Pollen morphology of some Egyptian *Cucurbitaceae*. Pollen and Spores. VI, I. — Takeoka M. a. E. Stix. (1963). On the

---

[1] Нами исследованы все роды, включенные Джеффри в подсем. *Zanonioideae*, кроме рода *Pseudosicydium* Harms.

fine structure of the pollen walls in some scandinavian *Betulaceae*. Grana Palynol., 4 : 2. — Tarnavschi si Râdulescu. (1961). Contributii la cunoasterea morfologiei microsporilor de *Cucurbitaceae*. Studii si cercetari de biologie, Ser. Biologie Vegetala, 1, 13.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 IV 1965).

УДК 561.47 : 56 (116.2) : (477)+(471.46)

М. П. Долуденко

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *PAGIOPHYLLUM* ИЗ ЮРЫ ЮГА СССР

С 2 таблицами рисунков

Название *Pagiophyllum* впервые было предложено Геером (Heer, 1881) вместо *Pachyphyllum*, так как последнее было ранее принято для одного из современных родов сем. *Orchidaceae*. Название же *Pachyphyllum* первоначально было использовано Помелем (Pomel, 1849) для одной из 4 секций установленного им рода *Moreauia*. Названия остальных 3 секций следующие: *Brachyphyllum*, *Platyphyllum* и *Taxoidea*. Сначала род *Pagiophyllum* был установлен только на основе внешней морфологии веточек и листьев. Затем начали появляться сведения о строении эпидермиса некоторых видов рода *Pagiophyllum* (Zeiller, 1906; Sahni, 1928, и др.). Однако первой крупной работой, посвященной этому вопросу, является статья Кендалл (Kendall, 1948), в которой были описаны 6 видов *Pagiophyllum* из юрских отложений Англии. 5 из них являются новыми: *P. insigne* (байос), *P. connivens* (байос), *P. maculosum* (бат и байос), *P. sewardi* (н. лейас), *P. ordinatum* (бат). 6-й вид *P. peregrinum* (L. et H.) Schenk также происходит из нижнего лейаса. В статье дается и диагноз рода *Pagiophyllum*. В другой работе Кендалл (1952) содержатся дополнительные сведения о *P. connivens* и *P. maculosum*. Статья Адамс (Adams, 1951) посвящена описанию нового вида *Pagiophyllum gracillimum* из среднеюрских отложений Англии. Гаррис (Harris, 1952), описывая *Pagiophyllum rigidum* (Phillips) Harris, подчеркивает, что он относит отпечатки к этому роду условно, поскольку строение их эпидермиса отличается от эпидермиса типичного *Pagiophyllum*, но из всех хвойных, по мнению Гарриса, они более всего сходны с *Pagiophyllum*. В большой работе Уэсли (Wesley, 1956), посвященной изучению отпечатков листьев *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum* и *Dactylethrophyllum* gen. n. из нижнеюрских отложений Венецианских Альп описано 7 видов *Pagiophyllum*, в том числе 6 новых: *P. vicetinum*, *P. veronense*, *P. valdassense*, *P. magnipapillare*, *P. robustum*, *P. revoltinum*. Строение эпидермиса *P. rotzoanum* (Massalongo) Wesley, вида, ранее известного только по отпечаткам, описано здесь впервые. Диагноз рода, который дает Уэсли, по существу ничем не отличается от диагноза Кендалл.

Большинство авторов, изучавших род *Pagiophyllum*, подчеркивает большое сходство его с современным сем. *Araucariaceae* (секция *Eutacta*) как по строению листьев и расположению их на побегах, так и по строению эпидермиса. Тем не менее сходство во внешней морфологии листьев и веточек этого рода с современными представителями сем. *Araucariaceae* еще не дает нам оснований считать род *Pagiophyllum* естественным, поскольку мы не имеем никаких других сведений об анатомическом строении листьев, относимых к этому роду, кроме как о строении эпидермиса, а главное, для него почти неизвестно строение репродуктивных органов. В настоящее время, как отмечает Уэсли, имеется всего один достоверный отпечаток ветки типичного *Pagiophyllum* с шишками араукариевого типа, описанный в работе Карпентье (Carpentier, 1947—1949). Однако строение эпидермиса листьев и шишки этого образца еще не изучено, определение сделано лишь на основании внешнего сходства. Кроме того, наличие шишки араукариевого типа лишь у одного вида *Pagiophyllum* еще не дает нам права считать, что и все остальные виды *Pagiophyllum* также имели аналогичные репродуктивные органы и, следовательно, в настоящее время род *Pagiophyllum* было бы преждевременно включать в сем. *Araucariaceae*. Флорин (Florin, 1958) также считает род *Pagiophyllum* не естественным, а формальным, т. е. сборным. Наиболее близок род *Pagiophyllum* к другому искусственному роду — *Brachyphyllum* (Kendall, 1947, 1949a, 1949b, 1949c; Bose, 1952; Wesley, 1956; Florin, 1958). Единственным более или менее четким отличием, по нашему мнению, является то, что у *Brachyphyllum* свободная часть листа очень короткая и листочки плотно прижаты к побегу. У листочков *Pagiophyllum*, тоже сидячих, как и у *Brachyphyllum*, верхняя свободная часть листа намного длиннее и отходит от побега под острым углом. Основные черты строения эпидермиса у обоих родов очень сходны. Заметим, кстати, что в строении ископаемой пыльцы родов *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum* также, по-видимому, нет принципиальных отличий, и в настоящее время пыльца их объединена в один искусственный род *Classopolis* Pflug. (Pocock a. Jansonius, 1961).

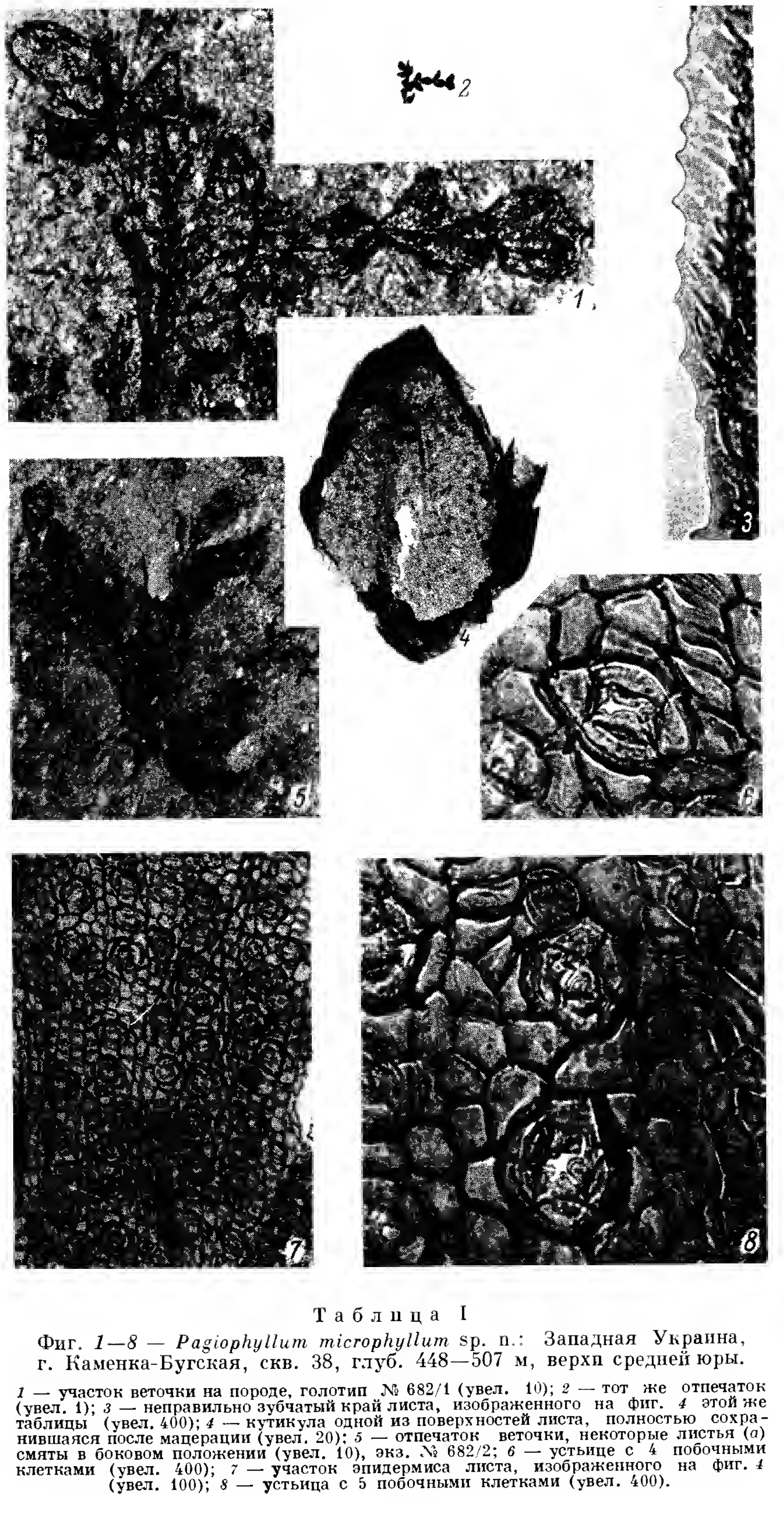


Таблица I

Фиг. *1—8* — *Pagiophyllum microphyllum* sp. n.: Западная Украина, г. Каменка-Бугская, скв. 38, глуб. 448—507 м, верхи средней юры.

1 — участок веточки на породе, голотип № 682/1 (увел. 10); *2* — тот же отпечаток (увел. 1); *3* — неправильно зубчатый край листа, изображенного на фиг. *4* этой же таблицы (увел. 400); *4* — кутикула одной из поверхностей листа, полностью сохранившаяся после мацерации (увел. 20); *5* — отпечаток веточки, некоторые листья (*а*) смяты в боковом положении (увел. 10), экз. № 682/2; *6* — устьице с 4 побочными клетками (увел. 400); *7* — участок эпидермиса листа, изображенного на фиг. *4* (увел. 100); *8* — устьица с 5 побочными клетками (увел. 400).

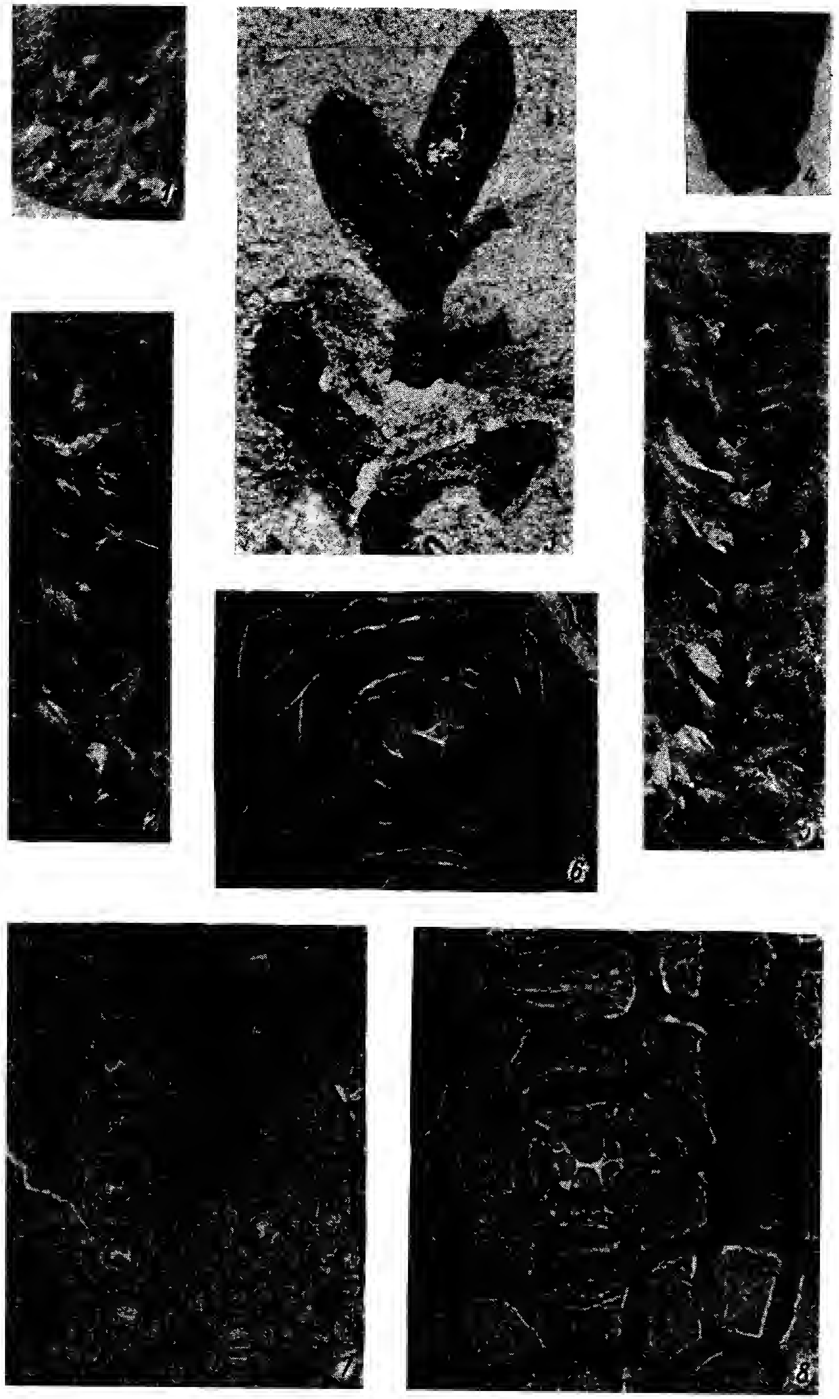


Таблица II

Фиг. *1* — *Pagiophyllum astrachanense*. sp. n.: г. Астрахань, скв. 4, юра.

1 — отпечаток 2 веточек на породе; голотип № 286/1 (увел. 1); *2* — та же веточка (увел. 3); *3* — верхушка веточки, принятой за голотип (увел. 10); *4* — участок эпидермиса с рядами устьиц (увел. 20); *5* — веточка, изображенная на фиг. *1* слева, экз. № 286/2 (увел. 3); *6* — устьице с 5 побочными клетками. Хорошо видны мощные папиллы и очень толстые наружные стенки побочных клеток (увел. 400); *7* — участок эпидермиса с четкими устьичными рядами (увел. 100); *8* — устьице (увел. 400).

Геер (1881), автор рода *Pagiophyllum*, не дал его диагноза, приведя лишь описание 2 видов этого рода — *P. cirinicum* (Sap.) Heer. и *P. combanum* Heer. Фактически 1-й диагноз рода *Pagiophyllum* составлен Кендалл (1948). Уэсли (1956) лишь несколько видоизменил его. Ниже приводится диагноз Кендалл с некоторыми сокращениями и изменениями автора.

Род *Pagiophyllum* Heer, 1881

Ветки хвойного типа со спирально расположенными мелкими листьями. Листья сидячие, с широким основанием. Нижняя часть листа плотно прижата к стеблю, верхняя часть, свободная, обычно немного длиннее нижней и отходит от стебля под острым углом. Форма листьев овально-округлая, треугольная или ромбовидная, верхушка заостренная или округлая. Нижняя поверхность листа выпуклая, со срединным продольным выступом — килем или без него, верхняя поверхность обычно вогнутая. Устьица имеются на обеих поверхностях листа. Они образуют продольные ряды с одним устьицем на ширину ряда. Устьичные ряды разделены 3—5 рядами обычных эпидермальных клеток. Часто между рядами встречаются беспорядочно расположенные устьица. Близ основания ряды становятся неправильными. Устьица гаплохейльного типа погруженные. Устьичные щели ориентированы беспорядочно, но чаще поперек длины листа. Соседние по ряду устьица отделены 1—3 обычными эпидермальными клетками. Замыкающие клетки окружены кольцами из трех-шести побочных клеток и более или менее полным кольцом окружающих клеток. Поверхность побочных клеток плоская или имеет по одной папилле, вытянутой в сторону щели. Стенки между побочными и окружающими клетками сильно кутинизированы. Эпидермальные клетки 4-, реже 5-угольные собраны в продольные ряды. Клетки устьичных рядов широкие и короткие, в межустьичных рядах клетки вытянуты в продольном направлении. Близ основания листа все эпидермальные клетки становятся короткими и толстостенными.

Представители рода *Pagiophyllum* широко распространены в юрских, особенно в нижне- и среднеюрских отложениях Индо-Европейской ботанико-географической области. В юре Сибирской области они также встречаются, но гораздо реже.

В нашем распоряжении имеется несколько отпечатков веточек *Pagiophyllum*, отнесенных нами к 2 различным видам. Описание этих новых видов приводится ниже.

Pagiophyllum microphyllum sp. n.

Табл. I, фиг. *1—8*.

Голотип — ГИН, № 682/1, Западная Украина, г. Каменка-Бугская, скв. 38, глуб. 448—507, верхи средней юры.

Диагноз. Побеги хвойного типа, со спирально расположенными короткими листьями. Листья сидячие, очень мелкие, овальные. Верхушка слегка закругленная, при боковом смятии листа заостренная. Длина листьев 1—1.5 мм, редко 2 мм, ширина 0.5—1 мм. Нижняя поверхность листа выпуклая, с четко выраженным срединным гребнем, или килем, идущим от основания почти до самой верхушки. Края неровные, что видно только на отмацерированном материале при увеличении. Устьица расположены на обеих поверхностях листа, где образуют продольные, не четко выдержанные ряды. Последние разделены 1—3-рядными полосами обычных клеток. Устьица погруженные, окружены кольцом из 4—6 побочных клеток. Все побочные клетки имеют на внутренней стороне по одной папилле, нависающей над устьичной щелью, которая остается часто невидимой. Наружные утолщенные стенки побочных клеток образуют ободок, отделяющий побочные клетки от всех остальных. Изредка папиллы встречаются на клетках эпидермиса.

Описание. В коллекции имеются 3 неполных отпечатка побегов этого вида. Побеги довольно часто ветвятся и покрыты мелкими листьями. На табл. I, фиг. *1* представлен участок побега, увеличенный в 10 раз, принятый нами за голотип; на фиг. *2* изображена та же веточка в натуральную величину. Листья расположены сравнительно редко, но нависают над осью ветки, полностью прикрывая ее. Листочки овальные, с закругленной верхушкой, с четко выраженным килем. Жилкование неизвестно. На фиг. *5* (табл. I) изображен участок веточки, на которой некоторые листья смяты в боковом положении. Видно, что верхушка у этих листьев заостренная, а нижняя поверхность выпуклая. На фиг. 4 изображена отдельная отмацерированная кутикула листа, увеличенного в 20 раз. Край листа, как это видно на фиг. *3*, неровный, а под микроскопом выглядит как неправильно зубчатый. Строение нижнего и верхнего эпидермиса очень сходно (табл. I, фиг. *7*). Он состоит из 4-, 6-угольных клеток, почти изодиаметричных в устьичных рядах и слегка вытянутых в полосах между устьицами. Стенки клеток довольно толстые. Устьица образуют продольные ряды, которые тянутся от основания до верхушки листа, ряды строго выдержанные, особенно в основании листа, и только отдельные устьица встречаются между рядами. Устьица гаплохейльного типа, погруженные. Щель ориентирована беспорядочно, но иногда продольно. Число побочных клеток изменяется от 4 до 6, обычно их 5 (табл. I, фиг. *6*, *8*), они образуют кольцо вокруг замыкающих клеток. Побочные клетки отличаются от окружающих, во-первых, очень сильной кутинизацией внешних стенок, которые вместе образуют толстый ободок, четко ограничивающий группу устьичных клеток. Во-вторых, каждая побочная клетка на стороне, обращенной к щели, имеет кутикулярный вырост-папиллу. Эти выросты нависают над сильно погруженными замыкающими клетками, часто почти полностью прикрывая их. Остальные клетки эпидермиса, как правило, папилл не имеют, хотя на отдельных клетках папиллы изредка встречаются. Размеры клеток эпидермиса как этого, так и 2-го вида указаны в таблице.

Сходство и отличие. По размерам отпечатки *Pagiophyllum microphyllum* ближе всего к *P. gracillinum* Adams и *P. magnipapillare* Wesley. Очень малые размеры листьев — не более 3 мм — хорошо отличают эти виды от всех остальных видов *Pagiophyllum*, кутикула которых изучена. Однако по форме листьев и по строению эпидермиса наш вид отличается от 2 упомянутых выше. Листья *P. microphyllum* очень мелкие (1—1.5 мм), почти округлые, с четко выраженным килем, идущим вдоль середины листа. Листья *P. gracillimum* несколько длиннее — до 3 мм, более вытянутые в длину, равномерно суживающиеся кверху и книзу, с заостренной верхушкой. Листья *P. magnipapillare* также несколько крупнее, не имеют киля и расположены на веточке гуще. По строению эпидермиса *P. microphyllum* также легко отличить от 2 упомянутых видов, так как на побочных клетках эпидермиса имеются четко выраженные папиллы, обращенные в сторону щели (см. таблицу). На побочных клетках *P. gracillimum* и *P. magnipapillare* таких выростов нет. Кроме того, отличительным признаком *P. magnipapillare* является наличие одной крупной папиллы на всех остальных клетках эпидермиса, чего ни у одного из остальных изученных видов *Pagiophyllum* не наблюдалось. Этот признак характерен также для *Brachyphyllum scotti* Kendall (1949a). Из остальных видов *Pagiophyllum* папиллы на побочных клетках имеются у *P. connivens* Kendall и *P. sewardi* Kendall; у *P. revoltinum* Wesley папиллы на побочных клетках устьица встречаются изредка. Однако все 3 упомянутых вида хорошо отличаются от *P. microphyllum* морфологически. Остальные виды *Pagiophyllum* папилл на побочных клетках не имеют. Интересно отметить, что сходное строение эпидермиса и, в частности, папиллы на побочных клетках устьиц имеют некоторые виды *Brachyphyllum*, такие как *B. graciliforme* Wesley, *B. appropinquatum* Wesley, *B. stemonium* Kendall, *B. expansum* (Sternb.) Sew., хотя по внешнему виду они довольно четко отличаются от *P. microphyllum*.

Местонахождение. См. голотип.

Pagiophyllum astrachanense sp. n.

Табл. II, фиг. *1—8*.

Голотип — ГИН, № 286/1, г. Астрахань, скв. 4, юра.

Диагноз. Веточки хвойного типа со спирально расположенными листьями. Листья мелкие, удлиненно-овальные, в боковом положении серповидные, верхушка слегка заостренная. Длина листьев 3—5 мм, ширина 1—2.5 мм. Нижняя поверхность листьев несколько выпуклая, но без киля. Края простые. Устьица расположены на обеих поверхностях листа в однорядных полосах, разделенных 1—5-рядными полосами обычных клеток. Устьица погруженные, окружены кольцом из 4—6 побочных клеток. Все побочные клетки имеют на внутренней стороне по одной папилле, нависающей над устьичной щелью. Наружные сильно утолщенные стенки побочных клеток образуют толстый ободок, отделяющий группу побочных клеток от окружающих. Стенки всех клеток эпидермиса толстые.

Размеры клеток эпидермиса (длина×на ширину) листа у видов *Pagiophyllum* (в μ)

Вид *Pagiophyllum*	Клетки между устьичными рядами	Клетки в устьичных рядах	Группа устьичных клеток	Папиллы на побочных клетках
P. microphyllum sp. n.	27.5—49 × 11—16.5	16.5—33 × 22—33	44—60.5 × 44—55	5.5 × 5.5—11
P. astrachanense sp. n.	49.5—66 × 27.5—33	33—44 × 38.5—66	71.5—93.5 × × 88—110	11—16.5 × × 11—16.5

Описание. В коллекции имеется 2 отпечатка веточек этого вида и их противоотпечатки. На табл. II, фиг. *1a* представлен отпечаток веточки, принятый нами за голотип, на фиг. *2* изображена эта же веточка при увеличении в 3 раза, а на фиг. *3* верхушка ее с хорошо сохранившимися двумя листьями, увеличенными в 10 раз. Листья овально-удлиненные, со слегка заостренной верхушкой. В боковом положении листья серповидные, с выпуклой нижней поверхностью, но без киля. На 2-м отпечатке веточки, изображенном на фиг. *1*, верхушка не сохранилась. Строение эпидермиса нижней и верхней поверхностей одинаково. Все клетки эпидермиса толстостенные, 4-, 6-угольные, почти изодиаметрические в устьичных рядах и несколько вытянутые в безустьичных полосах. Устьица расположены в четко ограниченных однорядных полосах (табл. II, фиг. *4*, *7*). Устьица гаплохейльного типа, погруженные, окружены кольцом из 4—6 побочных клеток. Внутренние стенки каждой побочной клетки несут по одной большой округлой папилле, наружные сильно утолщены и образуют общее кольцо, отделяющее группу побочных клеток от окружающих (табл. II, фиг. *6*, *8*). Остальные клетки эпидермиса папилл не имеют.

Сходство и отличия. *P. astrachanense* обладает тоже довольно мелкими листьями — до 3—5 мм в длину, однако размер их все-таки в 2—3 раза больше, чем у *P. microphyllum*, *P. gracillimum* и *P. magnipapillare*, и расположены они на веточке значительно реже. Побочные клетки листьев этого вида также имеют папиллы, обращенные в сторону щели, как и у *P. microphyllum*, однако стенки клеток *P. astrachanense* значительно толще, сами клетки менее вытянуты в длину, а кольцо, образованное внешними стенками побочных клеток, гораздо мощнее, чем у *P. microphyllum*. От остальных видов, имеющих папиллы на побочных клетках устьиц, о которых говорилось при сравнении с *P. microphyllum*, *P. astrachanense* отличается морфологически. Листья *P. connivens* в 3—5 раз крупнее, чем у последнего, и расположены они на веточке очень густо. Листья *P. sewardii*, помимо внешних отличий, имеют редкие папиллы на клетках верхнего и нижнего эпидермиса, которые у *P. astrachanense* не встречаются. Листья *P. revoltinum* в 3—4 раза крупнее, они узкие и длинные, и, кроме того, папиллы на побочных клетках этого вида встречаются эпизодически. От остальных видов *Pagiophyllum* *P. astrachanense* хорошо отличается и по строению эпидермиса.

Местонахождение. См. голотип.

Литература

Adams A. W. (1951). *Pagiophyllum gracillimum* sp. nov., a conifer from the Yorkshire Jurassic. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12, IV, 47 : 1132—1140. — Bose M. N. (1952). *Brachyphyllum spiroxylum* sp. nov. from the Rajmahal Hills, India. Journ. Ind. Bot. Soc., 31, 4, : 287—296. — Carpentier A. (1947—1949). Les flores infraliasique des Deux-Sèvres et de la Vendée. Ann. Paleont., XXXIII, 1947; XXXIV, 1948; XXXV, 1949. — Florin R. (1958). On Jurassic taxads and conifers from North. Western Europe and Eastern Greenland. Acta Horti Bergiani, 17, 10 : 257—402. — Harris T. M. (1952). Notes on the Jurassic flora of Yorkshire, 52—54. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12, 52 : 379—382. — Heer O. (1881). Contributions a la flore fossile du Portugal. Comm. Trab. Geol. Portugal, XIV. — Kendall M. W. (1947). On five species of *Brachyphyllum* from the Jurassic of Yorkshire and Wiltshire. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 11, 14, 112 : 225—251. — Kendall M. W. (1948). On six species of *Pagiophyllum* from the Jurassic of Yorkshire and Southern England. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12, 1, 2 : 73—108. — Kendall M. W. (1949a). On a new conifer from the Scottish lias. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12, 11, 16 : 299—307. — Kendall M. W. (1949b). On *Brachyphyllum expansum* (Sternb.). Seward and its cone. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12, 11, 16 : 308—320. — Kendall M. W. (1949c). A Jurassic member of the *Araucariaceae*. Ann. Bot., N. S., XIII : 151—161. — Kendall M. W. (1952). Some conifers from the Jurassic of England. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 12, V, 54 : 583—594. — Pocock S. J. a. J. Jansonius. (1961). The pollen genus *Classopollis* Pflug. 1953. Micropaleontology, 7, 4 : 439—449. — Pomel A. (1849). Matériaux pour servis à la flore fossile des terrains jurassiques de la France. Amt. Ber. Versam. Ses. Deutsch. Naturf. und Artze, XXV. — Sahni B. (1928). Revision of Indian fossil plants: part I — *Coniferales* (a. Impressions and incrustations). Paleont. Ind., N. S., XI : 1—49. — Seward A. S. (1919). Fossil plants, IV, *Ginkgoales*, *Coniferales*. — Wesley A. (1956). Contributions to the knowledge of the flora of the grey limestones of Veneto. A revision of the flora fossilis formationis oolithicae of de Zigno. Mem. degli Inst. Geol. Mineral. Univ. Padova, XIX. — Zeiller R. (1906). Bassin houiller et permien de Blanzy et du Creusot. Fasc. II. Etudes des Gites Min. de la France.

Геологический институт
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 29 XII 1963).

УДК 582.632.1 (571.66)

И. Н. Елагин

ЭКОЛОГО-ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАРОСЛЕЙ *BETULA EXILIS* SUKACZ. В ГОРАХ КАМЧАТКИ

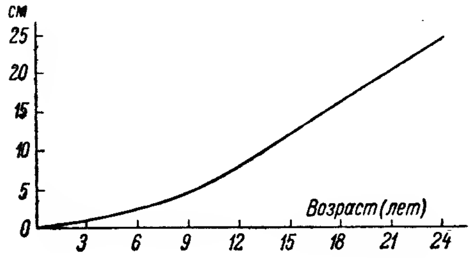
С 1 рисунком

Березка тощая *Betula exilis* Sukacz. на Камчатке — один из наиболее широкораспространенных кустарников. Она весьма обычна как на моховых кочковатых «тундрах» по низинам и долинам рек, так и в горах, выше пояса лесной растительности. Однако, как отмечал В. Л. Комаров (1951), заросли ее можно встретить лишь в горных условиях.

Широко распространенная и в других районах северо-востока нашей страны, березка имеет большое хозяйственное значение. Заросли ее, по наблюдениям

Б. А. Тихомирова (1956), зимою способствуют накоплению снега, что повышает продуктивность пастбищ, а в горных условиях, кроме того, улучшает гидрологический режим рек. Весною и летом *Betula exilis* является кормом для оленей (Сочава, 1933; Тихомиров, 1934; Александрова, 1940; Вахтина, 1964). Несмотря на большое значение березки, ее биологические свойства еще очень плохо изучены. В связи с этим в 1960 г. мы провели полустационарные эколого-фенологические наблюдения в зарослях этого кустарника, широко распространенного на склонах сопки Плоской (центральная часть Камчатки, район пос. Козыревск).[1] Здесь так же, как и вообще в горах Камчатки, заросли березки приурочены преимущественно к ровным, платообразным элементам рельефа. Однако на верхнем пределе своего распространения (1300—1400 м над ур. м.) они встречаются лишь в неглубоких ложбинах и впадинах. Иначе говоря *Betula exilis* занимает сравнительно хорошо увлажненные и, кроме того, зимою укрытые снегом местообитания.

Высота этого стелющегося кустарника 25, редко до 40 см. Однако на верхнем пределе своего распространения она снижается до 3—5 см. В таком случае березка тощая образует один полог с *Empetrum nigrum* L., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Salix cuneata* Turcz., *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don и др.



Ход роста *Betula exilis* Sukacz., в высоту. Сопка Плоская, высота 940 м над ур. м.

В растительных сообществах, образованных древесными породами, кедровым и ольховым стланиками, высокими травянистыми растениями, она отсутствует, так как не выносит затенения. Аналогичные наблюдения были сделаны и в других частях ее ареала (Аболин, 1929).

Почти вся корневая система березки расположена в верхнем 10-сантиметровом слое почвы. Ниже идут лишь единичные корни. Масса корней, судя по визуальным наблюдениям, значительно превосходит массу надземных органов растений.

В первые 10 лет ветви растут очень медленно, достигая высоты 5—6 см, позднее рост несколько ускоряется (см. рисунок).

Фенологические наблюдения велись в основном в одной и той же обширной заросли, расположенной на высоте 940 м над ур. м., выше верхней границы пояса каменноберезовых лесов. Степень покрытия почвы облиственными ветвями в пределах заросли была 80—90%. Там же единично встречались побеги *Vaccinium uliginosum* L., *Salix cuneata* Turcz., *Saussurea pseudo-tilesii* Lypsch., *Parrya nudicaulis* (L.) Rgl., *Anemone narcissiflora* L. и др. Вообще же, как отмечал В. Н. Сукачев (1912), в хорошо развитых зарослях *Betula exilis* травянистая растительность по существу отсутствует.

Зимою заросли *Betula exilis* оказываются полностью погребенными под снегом. В значительной мере этому способствует активное полегание ветвей березки тощей при наступлении морозов, которое было обнаружено Г. Э. Гроссетом (1959).

Весною, еще до момента полного исчезновения снегового покрова и оттаивания почвы, у березки наступает фаза набухания почек. Это происходит, по-видимому, под действием проникающей сквозь снег солнечной радиации, под влиянием которой температура темных ветвей кустарника повышается. Однако наиболее бурный процесс роста начинается после исчезновения снега и оттаивания верхних слоев почвы.

В середине июня 1960 г., например, вслед за тем, как температура почвы на глубине 10 см повысилась до 2.5°, у березки наступила фаза распускания почек (табл. 1). В начале третьей декады июня, в результате дальнейшего повышения температуры воздуха и почвы (на глубине 10 см — до 6.0°) у березки началась фаза развертывания листьев. Необходимо отметить, что на соседних участках горной тундры, покрытых только еще трогающейся в рост травянистой растительностью, почва прогревалась значительно быстрее и в каждый отдельный момент наблюдений температура ее была примерно на 2—3° выше, чем на соответствующих глубинах в заросли березки. Несомненно, что такая разница в температуре — результат влияния многочисленых ветвей кустарника, которые затеняют почву.

В условиях холодного климата, сильных ветров, столь обычных на больших высотах в горах, развитие кустарников, по всей вероятности, сильно зависит от количества тепла, которое способны аккумулировать их стволики. Это подтверждается тем фактом, что ветви березки тощей, имеющие больший диаметр, заметно раньше вступают в ту или иную весеннюю фазу развития, чем тонкие, быстрее охлаждающиеся ветви. Так, 23 VI 1960 на ветвях, диаметр стволиков которых у основания был равен 1.0—1.6 см, уже началось развертывание листьев, в то время как на ветвях диаметром менее 0.5 см, только еще заканчивалась фаза распускания почек.

Фаза развертывания листьев у березки тощей длилась примерно до 10 VII, т. е. почти 16 дней. Удлиненные побеги начинали расти, как это характерно вообще для всего рода *Betula*, лишь после того, как прекращался рост листьев на укороченых побегах. Рост удлиненных побегов начался в первых числах июля, окончился в конце июля. Таким образом, в общей сложности молодые, сочные листья находятся на побегах в течение полутора месяцев. Именно в это время листья и молодые побеги березки тощей особенно охотно поедаются оленями (Куваев и Самарин, 1961).

---

[1] Работа выполнена в период исследований лесоводственного отряда Камчатской экспедиции Сибирского отделения АН СССР.

В начале фазы развертывания листьев раздвигаются вертикально стоящие мужские сережки и вскоре начинается разлет пыльцы. В 1960 г. березка цвела в конце июня. Лучшему рассеиванию пыльцы способствует не только вертикальное положение сережек, сосредоточенных в верхних частях ветвей, но и отсутствие листьев на тех веточках, на которых они находятся.

Скорость ветра, измеренная в середине заросли на высоте генеративных органов, в период цветения березки была равна 17% от скорости ветра на открытом месте, между тем как летом, в период полного облиствения побегов, скорость ветра в зарослях не превышала 1% от скорости на открытом месте.

Пыльниковые сережки в начале цветения имеют красную и даже темно-красную окраску. Характерно, что ветви, несущие их, почти не имеют женских сережек и, наоборот, на ветвях с женскими сережками не бывает мужских сережек.

Так же, как и у некоторых других кустарников (Серебряков, 1962), все ветви в заросли березки можно разделить на две группы: генеративные и несущие только вегетативные органы.

Летняя вегетация[1] березки тощей началась 11—13 VII и продолжалась до середины августа, т. е. оказалась равной 30—35 дням. В течение этого периода развития максимальная температура воздуха не превышала 13.9°, а температура почвы на глубине 10 см была равна примерно 7° (см. табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Фенологическое состояние растений, температура воздуха и почвы в заросли *Betula exilis* на высоте 940 м над ур. м. (1960 г.)

Элемент учета	Температура воздуха на высоте 2 м (в °) за период						
	—	с 23 VI по 8 VII	с 9 VII по 21 VII	с 22 VII по 14 VIII	с 15 VIII по 31 VIII	с 1 IX по 14 IX	—
Средняя максимальная t°	—	11.8	6.2	13.9	13.8	7.8	—
Средняя минимальная t°	—	3.9	3.1	4.6	4.8	0.8	—
Средняя суточная t°	—	8.4	4.3	8.8	8.9	4.2	—

Глубина	Температура почвы (в °)							
	12 VI	23 VI	8 VII	21 VII	14 VIII	31 VIII	14 IX	24 IX
5 см	4.4	10.1	13.0	8.6	8.5	10.8	7.2	5.1
10 »	2.6	6.1	7.1	6.4	8.2	8.2	6.3	3.9
20 »	—	0.0	3.5	4.5	5.5	6.4	3.9	3.0
30 »	—	—	1.2	3.2	4.7	5.1	2.5	2.6
Глубина мерзлоты (в см)	15	22	31	45	50	>50	>50	>50
Фенологическое состояние								
Betula exilis	нп рп	рп рл	рл	сп лв	сп орл	сп орл	рп оол	рп оол
Vaccinium uliginosum	нп	рп	з	сп лв	рп сп лв	рп орл оол	рп орл оол	оол
Salix cuneata	—	—	сп рл	сп лв	рп орл	рп орл	рп оол	рп оол

Примечание. Условные обозначения фаз: **нп** — набухание почек; **рп** — распускание почек; **рл** — развертывание листьев; **лв** — летняя вегетация; **орл** — осеннее расцвечивание листьев; **оол** — осеннее опадение листьев; **з** — зацветание; **сп** — созревание плодов; **рп** — рассеивание плодов.

---

[1] Фазой летней вегетации (в отличие от всего периода вегетации) мы называем тот промежуток времени в развитии растений, который длится от момента прекращения роста листьев первой генерации (на укороченных побегах), до начала фазы осеннего расцвечивания листьев.

Первые по-осеннему раскрашенные листья (оранжево-желтые, кирпично-желтые и даже темно-красные), свидетельствующие о наступлении осенних явлений, были отмечены в середине августа. Одновременно с этим началось и опадение листьев.

В первую очередь изменяется окраска листьев на нижних ветвях, позднее — на верхних; в пределах одной ветви расцвечивание идет снизу вверх. Ветви с плодущими сережками позднее вступают в фазу осеннего расцвечивания листьев и медленнее проходят ее, чем ветви без сережек.

Окончанию вегетации кустарников способствуют заморозки (первый сильный заморозок —4.5° был отмечен 13 IX 1960). По мнению Б. А. Тихомирова (1935), высокие кормовые достоинства листьев березки тощей также утрачиваются с наступлением первых заморозков.

К 14 IX 1960 температура корнеобитаемого слоя почвы снизилась до той величины, при которой у описываемого кустарника начинались наиболее активные весенние ростовые процессы. К этому же времени (в условиях сильно сократившейся длины дня) все листья приобрели яркую осеннюю раскраску и вегетация кустарника по существу окончилась. В 1960 г. листопад закончился 24 IX (в 1959 г. бо́льшая часть листьев у березки опала к 16 IX). Рассеивание семян, начавшееся 14 IX, продолжалось и в начале октября, когда выпал первый снег.

ТАБЛИЦА 2

Изменение температуры почвы в заросли *Betula exilis* на высоте 1140 м над ур. м. (1960 г.)

Глубина (в см)	Дата наблюдения				
	21 VII	14 VIII	31 VIII	15 IX	25 IX
5	5.0	8.5	7.6	2.9	3.5
10	2.2	6.8	6.4	3.0	3.4
20		5.5	4.5	2.5	2.2
30		4.7	3.0	2.0	1.5

После опадения листьев продолжалось интенсивное охлаждение почвы. Под кустарниками этот процесс идет медленнее, чем в травянистых ассоциациях, так как, охлаждению почвы препятствуют рыхлый слой опавших листьев и густые ветви, снижающие силу ветра.

На склоне той ж сопки Плоской, также в типичных условиях горной тундры, во второй половине лета 1960 г. были проведены аналогичные наблюдения в другой заросли *Betula exilis* (высота ветвей 18 см, проективное покрытие почвы надземными органами 60%), расположенной на 200 м выше по вертикали.[1]

Температура почвы, при которой проходило развитие *Betula exilis* на этой высоте, была значительно ниже, чем на высоте 940 м над ур. м. (табл. 2); вследствие этого окончание фенологических фаз (начиная с фазы летней вегетации) происходило примерно на три дня раньше, чем в заросли на высоте 940 м.

Сравнение полученных нами данных показывает, что активные ростовые процессы у *Betula exilis* и фаза летней вегетации у нее могут идти при средней, максимальной температуре воздуха, близкой к 6.0° и при температуре корнеобитаемого слоя почвы (5—10 см), равной 4—5°. Снижение температуры почвы до 3° ведет к прекращению вегетации.

Литература

Аболин Р. И. (1929). Растительность и почвы Лено-Вилюйской равнины. Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. — Александрова В. Д. (1940). Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. — Вахтина Т. В. (1964). Повидовая кормовая характеристика растений Крайнего Севера. *Betulaceae* A. C. Agardh. Березовые. В сб.: Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. 5. — Гроссет Г. Э. (1959). К изучению экологии кедрового стланика *Pinus pumila* Rgl. Бюлл. МОИП, отд. Биология, LXIV, 2. — Комаров В. Л. (1951). Избранные сочинения, VII. — Куваев В. В. и В. П. Самарин. (1961). Кормовые растения северного олеия в Томпонском районе Якутской АССР (Верхоянский хребет). Материалы по растительности Якутии. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Сочава В. Б. (1933). Кормовое значение растений Крайнего Севера. Сов. бот., 3—4. — Сукачев В. Н. (1912). Растительность верхней части бассейна р. Тунгира Олекминского округа Якутской области. Тр. Амурской экспедиции, 16. — Тихомиров Б. А. (1935). Хозяйственная характеристика растительных ресурсов Пенжинского района ДВК. Вестн. Дальневосточн. фил. АН СССР, 14. — Тихомиров Б. А. (1956). Некоторые особенности снежного покрова тундры и его влияние на существование растительности. В сб.: Снег и талые воды.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР,
с. Успенское Московской обл.

(Получено 1 III 1965).

---

[1] Сказывается, что верхняя половина сопки Плоской покрыта вечными снегами (примерно с высоты 1600 м над ур. м.), которые резко охлаждают воздух ее нижних склонов.

УДК 581.524.444 (234.92.03А)

В. Е. Восканян

О НЕКОТОРЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ РАСТЕНИЙ ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА ГОРЫ АРАГАЦ

С 4 рисунками

Для альпийского пояса горы Арагац характерен короткий бесснежный период вегетации (Нариняи, 1959). Для некоторых растений он является только частью вегетационного периода. В зависимости от климатических условий, рельефа, экспозиции участка и толщины снегового покрова некоторые альпийские растения не успевают полностью пройти весь цикл своего развития и образовать зрелые семена. В процессе эволюции ряд альпийских видов приобрел способность начинать вегетацию под толщей снега, удлиняя тем самым период вегетации. О подснежной жизни растений имеется ряд исследований, часть которых касается явлений роста и развития в условиях высокогорий (Запрягаев и Запрягаева, 1948; Каринян, 1948, 1959; Russel, 1948; Кишковский, 1950; Кишковский и Артюменко, 1951; Культиасов, 1955; Money a. Billings, 1960; Яшина, 1961).

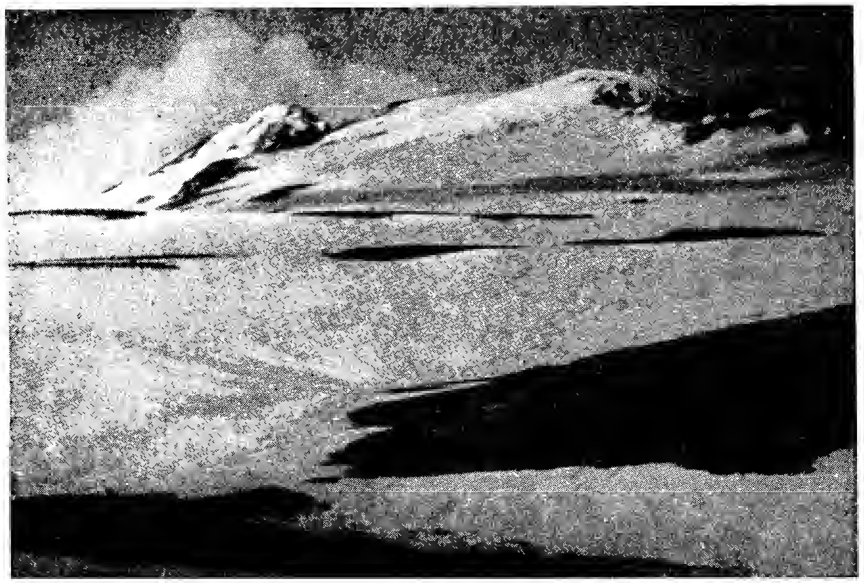


Рис. 1. Общий вид на вершину горы Арагац с юга.

Но подснежный рост и развитие высокогорных растений, в частности в условиях горы Арагац, недостаточно изучены (Нариняп, 1948, 1959). Об этом говорит то, что выделение П. Д. Ярошенко (1942) фитоценозов на основании их структуры и сезонной ритмики с учетом также и подснежной вегетации растений вызвало возражения со стороны А. А. Гроссгейма (1948), который сомневался в наличии последнего явления.

В течение 1961—1964 гг., на высокогорном стационаре Ботанического института АН АрмССР нами изучался подснежный рост и развитие ряда альпийских растений. Наблюдения проводились на разных микросклонах южного склона горы Арагац (рис. 1) на высоте 3250 м над ур. м., при толщине снегового покрова в 25—130 см.

Для проведения исследований в различных растительных ассоциациях выкапывались траншеи в толще снега, в других случаях исследования проводились па местах, обнаженных вследствие естественного обламывания снеговой кромки, толщина которой достигала 1.5 м (рис. 2). Исследования проводились с мая по июль; поверхностный слой снежного покрова в это время был значительно уплотнен, средние слои более рыхлы, кристаллической консистенции, а приземный слой, в зависимости от характера участка, был рыхлым, заледенелым или талым. В последнем случае под снежной толщей текли ручейки талых вод.

Наблюдения проводились следующим образом. Осенью фиксировалось морфологическое состояние, в котором растения зимуют. В необходимых случаях выкапывались отдельные экземпляры для детального описания почек возобновления, в частности, фиксировалось состояние генеративных почек с помощью бинокуляра. Весной

ТАБЛИЦА 1

Некоторые биологические особенности растений верхней части альпийского пояса горы Арагац

Вид	Заложение генеративных органов	Степень развития цветка в почке	Биологические особенности видов по характеру зимования листьев
	перед уходом на зиму		
Myosotis alpestris Schmidt	Соцветие заложилось.	Цветок дифференцирован.	Зимуют с зелеными листьями.
Campanula aucheri DC.	Цветки заложились.	Цветок не дифференцирован.	Зимуют с отмершими листьями.
C. tridentata Schreb.	То же.	Цветок дифференцирован.	То же.
Cerastium cerastoides (L.) Britt.	Цветочных почек не найдено.	Не определено.	Зимуют с зелеными листьями.
Minuartia aizoides (Boiss.) Bornm.	То же.	То же.	То же.
Cirsium esculentum C. A. Mey.	»	»	Зимуют с отмершими листьями.
Cirsium obvallatum (Bieb.) DC.	»	»	То же.
Doronicum oblongifolium DC.	Соцветие заложилось.	Цветок дифференцирован.	»
Erigeron pulchellus (Willd.) DC.	То же.	Цветок не дифференцирован.	Зимуют с зелеными листьями.
Gnaphalium supinum L.	Соцветие заложилось.	Цветки не дифференцировались, закладывались цветочные бугорки.	Зимуют с отмершими листьями.
Helichrisum lavandulaefolium (W.) Boiss.	То же.	То же.	То же.
Jurinea subacaulis Fisch. et C. A. Mey.	»	Цветок дифференцирован.	»
Scorzonera seidlitzii Boiss.	»	То же.	»
Taraxacum stevenii (Spr.) DC.	»	»	»
Tripleurospermum subnivale Pobed.	»	»	Зимуют с зелеными листьями.
Sedum tenellum M. Bieb.	Цветочных почек не найдено.	Не определено.	То же.
Arabis caucasicum Willd.	Соцветие заложилось.	Цветок дифференцирован.	Зимуют с отмершими листьями.
Cardamine uliginosa M. Bieb.	То же.	То же.	Зимуют с зелеными листьями.
Draba araratica Rupr.	»	»	То же.
D. bruniifolia Stev.	»	»	»
D. siliquosa M. Bieb.	»	»	»

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Заложение генеративных органов	Степень развития цветка в почке	Биологические особенности видов по характеру зимования листьев
	перед уходом на зиму		
Erisimum gelidum Bunge	Соцветие заложилось.	Цветок дифференцирован.	Зимуют с зелеными листьями.
Carex aequivoca V. Krecz.	То же.	Соцветие дифференцировано, цветок начинает дифференцироваться.	Зимуют с отмершими листьями.
C. tristis Bieb.	»	То же.	То же.
Kobresia shoenoides (C. A. Mey). Steud.	»	»	»
Gentiana dshimilensis C. Koch	Цветки заложились.	Цветок дифференцирован.	Зимуют с зелеными листьями.
G. pontica Solt.	То же.	То же.	То же.
Alopecurus aucheri Boiss.	Соцветие заложилось.	Цветок не дифференцирован.	Зимуют с отмершими листьями.
Bellardiachloa polychroa (Trautv.) Roshev.	То же.	Цветки начали дифференцироваться, соцветие сформировалось.	То же.
Colpodium variegata Boiss.	»	Цветок не дифференцирован.	»
Festuca ovina L.	»	»	»
Koeleria caucasica Dom.	Цветочных почек не найдено.	Не определено.	»
Nardus glabriculmis Socalo	Соцветие заложилось.	Цветки не дифференцированы.	Зимуют с зелеными листьями.
Luzula pseudosudetica V. Krecz.	То же.	Соцветие дифференцировано, цветок начинает дифференцироваться.	Зимуют с отмершими листьями.
Ajuga orientalis L.	Цветки заложились.	Цветок дифференцирован.	То же.
Nepeta supina Stev.	То же.	Цветок совсем не дифференцирован.	»
Thymus rariflorus C. Koch	Цветочные почки начали закладываться.	Цветок не дифференцирован.	»
Astragalus gezaldarensis Grossh.	Соцветие заложилось.	То же.	»
A. incertus Ledeb.	То же.	Цветки начали дифференцироваться.	»
Oxytropis cyanea Bieb.	»	Цветок дифференцирован.	»
Trifolium ambiguum Bieb.	»	Цветок частично дифференцирован.	»

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	Заложение генеративных органов	Степень развития цветка в почке	Биологические особенности видов по характеру зимования листьев
	перед уходом на зиму		
Gagea anisanthos C. Koch	То же	Цветок дифференцирован.	»
Oxyria elatior R. Br.	»	Цветок начал дифференцироваться.	Зимуют с зелеными листьями.
Androsace raddeana Somm. et Ley. .	»	Цветок дифференцирован.	То же.
Primula algida Ad.	Соцветие заложилось.	Цветок дифференцирован.	» Зимуют с отмершими листьями.
Delphinium foetidum Lomak.	То же.	Цветок не дифференцирован.	То же.
Ranunculus aragazii Grossh. . . .	Цветки заложились.	Цветок дифференцирован.	»
Alchimilla grossheimii Juz.	Соцветие заложилось.	Цветок не дифференцирован.	»
Potentilla gelida C. A. M. . . .	Цветки заложились.	Цветок дифференцирован.	»
P. raddeana (Th. W.) Juz.	То же.	То же.	»
Sibbaldia parviflora Willd.	»	»	»
Saxifraga exarata Willd.	Цветочных почек не найдено.	Не определено.	Зимуют с зелеными листьями.
S. sibirica L. . . .	Цветки заложились.	Цветок дифференцирован.	То же.
Pedicularis armena Boiss. et Huet.	Соцветие заложилось.	То же.	Зимуют с отмершими листьями.
P. crassirostris Bunge	То же	»	То же.
P. sibthorpii Boiss.	»	»	»
Veronica gentianoides Vahl	Соцветие заложилось.	Цветок начал дифференцироваться.	Зимуют с отмершими листьями.
V. kurdica Benth. .	То же.	Цветок дифференцирован.	То же.
Carum caucasicum Boiss.	»	»	»
Chamaesciadium acaule (Bieb.) Boiss.	»	»	»

следующего года удалялась толща снега и проводились фенологические наблюдения и измерение органов, образованных под снегом. У некоторых видов брались образцы и определялись сырой и сухой вес органов, образованных под снегом, а также в фазе цветения по обычной методике.

Исследования, проведенные в снежных траншеях и на обнаженных местах, позволили выявить ряд растений с подснежной вегетацией в разных фазах развития. Их побеги и листья были этиолированы и после оттаивания снега постепенно зеленели, продолжая нормальный рост и развитие.

По характеру перезимовывания альпийские растения можно подразделить на виды, зимующие с зелеными листьями и зимующие с отмершими листьями (табл. 1). У вторых после созревания плодов генеративные побеги отмирают, а листья меняют окраску, становясь пестрыми В зависимости от времени выпадения снега они отмирают или до ухода под снег, или под толщей снега Установлено (табл. 2), что из 60 видов исследованных нами растений 42 вида (70%) являются летнезелеными, т. е. листья их зимой

отмирают; у 39 из них (92.9%) закладывание цветочных почек происходит в год, предшествующий цветению, и лишь у 3 видов (7.1%) в год цветения. Из 18 видов вечнозеленых растений 14 цветочную почку закладывают в год, предшествующий цветению, и 4 вида — в год цветения (табл. 2).

Таким образом, из 60 видов, почти полностью охватывающих флору верхней части альпийского пояса горы Арагац, 53 вида (88.3%) закладывают цветочную почку в год, предшествующий цветению, и только 7 видов (11.7%) весной, в год цветения.

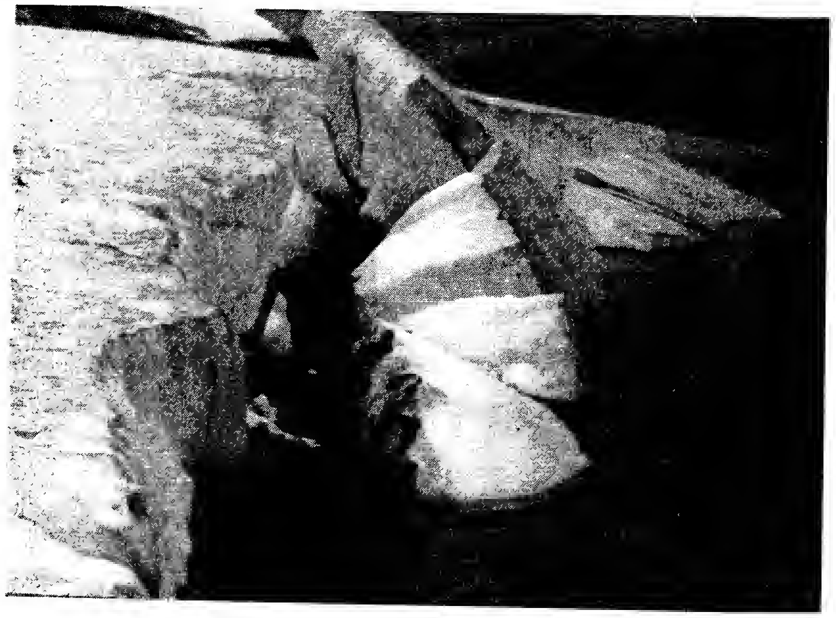


Рис. 2. Естественное обнажение поверхности земли вследствие обламывания снеговой кромки.

Заложение цветочных почек и формирование цветка у альпийских растений в год, предшествующий цветению, является приспособлением, обеспечивающим завершение цикла развития в условиях укороченного вегетационного периода. Это является ярким выражением отмеченной И. Г. Серебряковым (1949, 1952) закономерности, согласно которой географическое распределение видов с заранее закладывающимися соцветиями и цветками соответствующей степени суровости климата данного района.

ТАБЛИЦА 2

Сводные данные биологических особенностей видов по характеру перезимования

Биологические особенности видов	Количество исследованных видов	Процент от общего числа исследованных видов	Цветочная почка закладывается в год, предшествующий цветению		Цветочная почка закладывается в год цветения	
			число видов	процент	число видов	процент
Зимующие с зелеными листьями	18	30	14	77.8	4	22.2
Зимующие с отмершими листьями	42	70	39	92.9	3	7.1

Опровергается заключение, сделанное А. А. Ахвердовым и Н. В. Мирзоевой (1964) в недавно опубликованной работе. Эти авторы на недостаточном фактическом материале подразделяют альпийские растения на виды, постоянно несущие зеленые листья, и виды, листья которых к зиме отмирают; при этом они утверждают, что у видов, постоянно несущих зеленые листья, цветочные почки закладываются в год, предшествующий цветению, а у видов, листья которых к зиме отмирают, цветочные почки образуются в год цветения.

Как видно из данных табл. 1 и 2, у летнезеленых растений 92.9% видов закладывают цветочную почку в год, предшествующий цветению, а у вечнозеленых растений это явление наблюдается у 77.8% видов.

Ниже приводятся описания состояния растений под снегом, а также данные о температуре почвы и приземного слоя снега в день откопки.

1. *Ranunculus aragazii* Grossh. При выкапывании из-под снега, толщина которого равнялась 40 см (17 VII 1963),[1] растения имели листья длиной 3—5 см и стебель с бутонами, высотой 1.5—2.0 см. Через 10 дней после выхода из-под снега они уже цвели. На горе Арагац этот вид встречается в основном в мезофильных коврах, на ровных или малой крутизны участках, где с ранней весны под снегом протекают талые воды (табл. 3).

2. *Jurinea subacaulis* Fisch. et C. A. M. При выкапывании из-под снега (18 VII 1963) растения имели полностью сформировавшиеся розетки с желтыми листьями до 2.5 см длины и оформившимися бутонами. Рост происходил под снегом толщиной 40 см. Они зацвели через 20 дней после выхода из-под снега. Температура участка приводится в табл. 4.

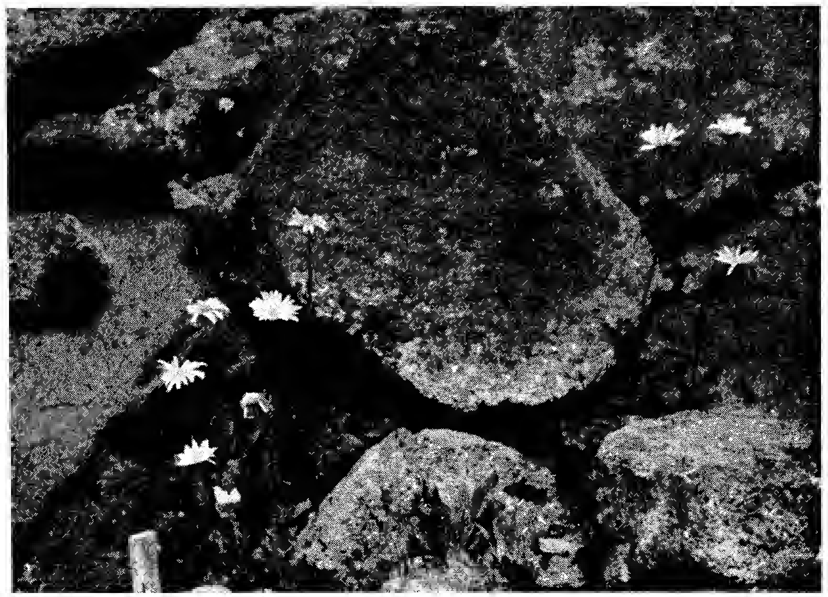


Рис. 3. *Doronicum oblongifolium* на крупнокаменистых россыпях.

3. *Doronicum oblongifolium* DC. Под снегом (17 VII 1963) стебли имели высоту до 4 см, листья — до 6—7 см длины. Растения были желто-зеленые и находились в фазе полной бутонизации при толщине снегового покрова 25 см, зацвели 3 VIII 1963.

ТАБЛИЦА 3

Температура в °С под слоем снега толщиной 40 см на месте откапывания *Ranunculus aragazii*

На поверхности почвы		На глубине (в см)									
в талой воде	в тающем снегу	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50
0.8	0.1	3.5	3.1	2.8	2.5	2.1	1.5	1.5	0.5	0.4	0.7

Произрастает обычно на крупнокаменистых россыпях и осыпях (рис. 3). В весенний период их можно обнаружить в тоннелеобразных проходах, пробитых в снежной толще талыми водами, температура которых достигает 6°. В этих местах температура почвы на глубине 10 см в полдень равнялась 8°.

---

[1] Так как данные роста и развития растений под снегом в 1961—1964 гг. мало отличаются друг от друга, то в тексте приводятся данные 1963 г., к которому относятся и измерения температуры почвы.

4. *Chamaesciadium acaule* (Bieb.) Boiss. При выкапывании из-под снега (17 VII 1963), толщина которого равнялась 60 см, растения имели стебелек длиной 0.5 см, розеточные этиолированные листья до 3 см длины и находились в фазе бутонизации. Раскопка была произведена на северном микросклоне, где под снегом на поверхности почвы имелась ледяная корка толщиной до 3 см. Листья растений пробились через этот слой и торчали в снегу. Температурные данные приводятся в табл. 5. Помимо взрослых растений, под снегом толщиной в 97 см были обнаружены всходы этого вида с корешками длиной 1.8—2.6 см и с семядолями. Всходы находились на поверхности почвы в талом снегу около материнских растений. Температура на поверхности почвы в талом снегу равнялась +0.7°.

5. *Gagea anisanthos* C. Koch. Этот вид был раскопан вместе с предыдущим в одинаковых условиях (данные табл. 5). Он местами показал рост под снежной толщей в 1—1.2 м. В момент выкапывания из-под снега растения были этиолированными. Цветочные стрелки достигали 2 см высоты, а листья — 4 см длины. Растения частично находились в фазе бутонизации. Этот вид в почве образует белые корни длиной 5—6 см (рис. 4), которые пробиваются из-под ледяной корки наверх и проникают в снежную толщу (Наринян, 1948). С исчезновением снежного слоя эти корни отмирают.

ТАБЛИЦА 4

Температура в °С под толщей снега в 40 см на месте откапывания *Jurinea subacaulis*

На поверхности почвы под снегом	На глубине (в см)			
	5	10	15	20
0.1	4.5	3.5	2.8	2

6. *Oxyria elatior* R. Br. К осени этот вид образует маленькие листья, длиной 1—3 см и в этом состоянии зимует. Весною под снегом образует стебель длиною до 3—3.5 см с желто-зелеными листьями 2.5 см длины. Увеличиваются также зимующие зеленые листья до 4—5 см длины. В момент раскопок (14 VII 1963) растения находились в фазе бутонизации. Подснежный рост и развитие очень близкого вида изучались также в арктических условиях, на о. Ян Майен (Russel, 1948) в местности, находящейся у уровня моря.[1]

Подснежный рост обнаружен также у видов *Primula algida* Ad., *Carum caucasicum* Boiss., *Pripleurospermum subnivale* Pobed., *Veronica gentianoides* Vahl., *Taraxacum stevenii* (Spr.) DC., *Cirsium esculentum* C. A. M., *Potentilla raddeana* (Th. W.) Juz., *Colpodium araraticum* (Lipsky) G. Wor. Их листья имели этиолированный вид. Растения находились в фазах побегообразования, розетки или кущения.

ТАБЛИЦА 5

Температура под слоем снега толщиной в 60 см на месте откапывания *Chamaesciadium acaule* и *Gagea anisanthos*

На поверхности почвы под льдом	На глубине (в см)					
	5	10	15	20	25	30
0.3	2	2	1.7	1	0.5	0.4

Имеются виды, которые, хотя и находятся под снегом, но не показывают заметного роста вегетативных органов, лишь при выходе из-под снега у них отмечаются некоторые сдвиги, выражающиеся в набухании и распускании почек. Таковы *Nepeta supina* Stev., *Cirsium obvallatum* (Bieb.) DC., *Alchimilla grossheimii* Juz., *Sibbaldia parviflora* Willd., *Trifolium ambiguum* Bieb., *Pedicularis crassirostris* Bunge, *Pedicularis sibthorpii* Boiss. У этих видов признаки подснежного роста были особенно заметны в 1963 г.; в этом году толща снега была более мощной, чем в остальные 3 года. По данным метеорологической станции, количество осадков в виде снега за первые 7 месяцев в 1961 г. достигло 535 мм, в 1962 — 592 мм, в 1964 — 694 мм, а в 1963 г. — 1027 мм. В 1963 г. из-за медленного таяния растения вышли из-под снега позже обычного и имели при этом более или менее развитые вегетативные органы.

Нами отмечены также виды, у которых под снегом визуально не наблюдались признаки роста. К ним относятся *Campanula tridentata* Schreb., *Gnaphalium supinum* L.

Из изложенного ясно, что подснежные температуры не препятствуют росту и развитию многих альпийских растений. Рост их в основном происходит за счет питательных веществ, накопленных в подземных (у вечнозеленых видов также в надземных) органах. Количество надземной абсолютно сухой массы, образованной под снегом за счет запасных питательных веществ подземных органов, составляет у различных видов от 7.2 до 63.8% массы, которую имеют эти растения в фазе цветения (табл. 6). Сухая масса побегов, образованных под снегом, гораздо ниже и составляет у различных видов от 11.2 до 15.3%, в то время как в фазе цветения доходит от 16.8 до 23.2%.

---

[1] Виды *Oxyria digyna* и *O. elatior* очень близкие, второй из них выделен как самостоятельный вид из *O. digyna* (Высокоостровская и Денисова, 1950).

ТАБЛИЦА 6

Вес надземной массы одного растения, выросшего под снегом, перед выходом из-под снега и в фазе цветения (в г, среднее из 10 растений)

Вид	Перед выходом из-под снега			В фазе цветения			Надземная масса, образованная под снегом (в % от сухого веса)
	сырой вес	абсолютно сухой вес	процент сухой массы	сырой вес	абсолютно сухой вес	процент сухой массы	
Doronicum oblongifolium	3.220	0.364	11.3	7.250	1.220	16.8	29.8
Jurinea subacaulis	11.320	1.230	10.8	20.125	4.685	23.2	26.2
Chamaesciadium acaule	1.710	0.241	14.1	2.530	0.500	19.7	48.2
Primula algida .	0.224	0.030	13.3	0.260	0.047	18.1	63.8
Gagea anisanthos	0.062	0.008	12.9	0.159	0.035	22.0	22.8
Cirsium esculentum	0.400	0.045	11.2	9.700	1.670	17.2	26.9
Carum caucasicum	0.150	0.023	15.3	1.700	0.320	18.8	7.2
Ranunculus aragazii	0.203	0.023	11.3	0.695	0.120	17.2	19.2

Подснежный рост и развитие у альпийских видов были отмечены еще Кернером (1903). Он движущей силой считал теплоту, выделяемую растением при дыхании. Исследования над *Oxypia digyna* в условиях Арктики и высокогорий показали, что быстрый рост, особенно в ранних фазах и под снегом, обусловлен большим содержанием углеводов в подземных органах (Russel, 1948). Исследования, произведенные над растениями на горе Медисин-Боу (3300 м над ур. м.) в Штате Вайоминг (США), также подтверждают зависимость подснежного роста растений от содержания углеводов в подземных органах (Money a. Billings, 1960).

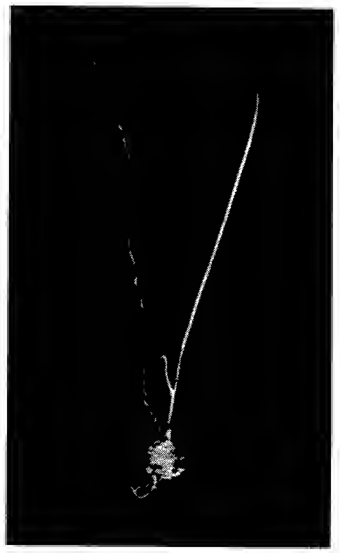


Рис. 4. Гусиный лук *Gagea anisanthos*, выкопанный из-под снежного слоя толщиной в 1 м; *слева* — надземный корень.

Подснежный рост и развитие, а также высокое содержание углеводов (Russel, 1948; Money a. Billings, 1960; Реймус, 1961) ряда альпийских растений является их приспособительной особенностью. Прохождение части вегетации под снегом способствует полному завершению цикла развития, вплоть до образования зрелых семян в условиях короткого бесснежного периода роста. Однако это не значит, что растения, которые начали свой рост и развитие под снегом, должны завершить свою вегетацию и созревание семян быстрее, чем те виды, у которых визуально не наблюдалось подснежного роста и развития. Например, в 1963 г. *Chamaesciadium acaule* вышел из-под снега в фазе полной бутонизации, с генеративными побегами до 0.5 см длины и с листьями длиной в 3—3.5 см, однако не успел завершить вегетацию и ушел под снег в фазе восковой спелости семян. В то же время рядом растущий *Gnaphalium supinum* вышел из-под снега одновременно с *Chamaesciadium acaule* с нераспустившимися почками и тем не менее он завершил вегетацию и образовал спелые семена до ухода под снег.

Мы предполагаем, что во втором случае у растений рост и развитие происходят преимущественно за счет ассимилятов текущего года. Отмечено также, что у этих видов период от цветения до плодоношения очень короткий, тогда как у растений, начинающих свое развитие под снегом, этот период удлинен.

Как видно из вышеизложенного, альпийские растения в процессе эволюции по разному приспособились к условиям высокогорий. Эта приспособленность выражается у одной группы растений в способности начинать свой рост и развитие под снежной толщей, у другой группы — в прохождении вегетации в сжатые сроки летнего времени, у третьей — в способности оставаться на зиму в зеленом состоянии, в фазе бутонизации. Эти различные формы приспособления к условиям произрастания несомненно отражаются и на обмене веществ, что следует учесть для распознавания природы приспособительной реакции. В заключение отметим, что флора альпийского пояса горы Арагац относительно богата вечнозелеными видами.

Температурный минимум роста у многих видов летнезеленых растений лежит около 0° и является важным приспособительным свойством, способствующим завершению полного цикла сезонного развития в условиях укороченного вегетационного периода.

Литература

Ахвердов А. А., Н. В. Мирзоева. (1964). Поведение альпийских растений, переселенных в зону каменистой полынной полупустыни. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, XIV. — Вихирева-Василькова В. В. (1962). О почках возобновления арктических растений. Бот. журн., 8 : 47. — Высокоостровская И. и Г. Денисова. (1950). Флористический анализ альпийских ковров и обнажений г. Арагац (Алагез). Тр. Бот. инст. АН АрмССР, VII. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Запрягаев Ф. Л. и В. И. Запрягаева. (1948). Особенность сезонного развития криофильной растительности Гиссарского хребта. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, VI. — Кишковский Т. Н. (1950). Условия обитания растений у верхнего предела их распространения на восточном Памире. Бот. журн., 6. — Кишковский Т. Н. и З. Т. Артюшенко. (1951). К биологии высокогорных растений Памира. Бот. журн., 5. — Культиасов И. М. (1955). Особенности экологии высокогорных растений Западного Тянь-Шаня. — Наринян С. Г. (1948). О сезонной динамике альпийских ковров Арагаца. ДАН АрмССР, IX, 4. — Наринян С. Г. (1959). О некоторых особенностях фенологии альпийских ковров на горе Арагац. Изв. АН АрмССР, XII, 11. — Рейнус Р. С. (1961). Углеводный обмен растений на разных высотах над уровнем моря. Второе совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и раст. высокогорий (тезисы докл.). — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. МГУ, 6. — Серебряков И. Г. (1949). Структура и ритм в жизни цветковых растений. II. Специализация цветоносных побегов, заложение цветков и время зацветания. Бюлл. МОИП, LIV (1). — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Ярошенко П. Д. (1942). Опыт классификации травянистой высокогорной растительности Кавказа. Изв. Арм. фил. АН СССР, 1—2 (15—16). — Яшина А. В. (1961). Подснежное развитие растений. В сб.: Роль снежного покрова в природных процессах. — (Kerner A.). Кернер А. (1903). Жизнь растений. I. — Money H. A. a. W. D. Billings. (1960). The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth. American Journ. of botany, 7. — Russel R. S. (1948). The effect of arctic and high mountain climates on the carbohydrate content of *Oxyria digina*. The Journ. of Ecology, 36, 1.

Акопийская
комплексная биологическая станция
Академии наук Армянской ССР.

(Получено 26 IV 1965).

УДК 581.526.45 (235.216)

В. Н. Павлов

ОСОБЕННОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ РЕКИ ПСКЕМ

Река Пскем — одна из крупных рек Западного Тянь-Шаня. Вбирая в себя многочисленные речки и ручьи со склонов трех мощных хребтов — Пскемского, Угамского и Майдантальского, она несет свои воды на юго-запад, где, сливаясь с Чаткалом, образует Чирчик — самый значительный правый приток Сыр-Дарьи в среднем ее течении.

Долина Пскема неоднократно посещалась ботаниками. После миссионера Г. Капю, который в 1881 г. собрал большое количество растений в этой долине (Franchet, 1883, 1884, также 1892 г.), здесь побывали: в 1897 и 1902 гг. Б. А. Федченко (1898, 1903), в 1903 г. О. А. Шкапский (1906) и В. И. Липский (1907), в 1914 г. З. А. Минквиц (1916), в 1922 г. П. А. Баранов (1923), М. Г. Попов, Е. П. Коровин и М. В. Культиасов (20-е и 30-е годы), и др. Из долины Пскема собраны богатейшие гербарные материалы, однако сведения о пойменной растительности, особенно верхнего течения реки и ее истоков, очень скудны; почти не отмечено своеобразие пойменных лесов в ее верховьях.

Долина р. Пскем является наиболее легким путем для продвижения к истокам, и по характеру рельефа может быть грубо расчленена на две части: нижнее и среднее течение — около 70 км вверх от места слияния с Чаткалом и верхнее течение и истоки (долины Майдантала и Ойгаинга) — протяжением более 100 км.

В нижнем и среднем течении река образует глубокий каньон в почти сплошном на всем ее протяжении плаще конгломерата, заполняющего долину. Толща его велика, достигая, например, в Пскемском расширении (у пос. Пскем) 80 м. Лишь местами плащ размыт, и тогда выступают коренные породы, почти всегда палеозойские известняки. Несмотря на незначительное (для горной реки) падение, течение ее бурное, вода мутная, что объясняется интенсивным поверхностным смывом в среднем и нижнем течении — до 300 т на км² (Шульц, 1949). Пойма практически отсутствует, древние террасы прослеживаются отдельными участками то по одной, то по обеим сторонам реки. Только в некоторых местах древние террасы имеют значительные размеры (близ пос. Пскем, выше ущелья Сиджак-Сай и др.) и заняты садами и посевами культурных растений. Селения располагаются в долине реки на участках древних террас (Глазовская, 1956).

Там, где растительность не нарушена, изредка можно найти рощицы грецкого ореха *Juglans fallax* Dode или, чаще, заросли яблони *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem., алычи *Prunus sogdiana* Vass. и боярышников, перевитые ежевикой, а местами и диким виноградом. В подлеске много кустарников — жимолость, шиповники, барбарис. По своему составу такие участки леса мало чем отличаются от ореховых и яблоневых лесочков в ущельях. Однако чаще всего щебнисто-галечниковые террасы покрыты ксерофильными травами со значительным участием эфемеров. Здесь нередки ассоциации с господством *Eremurus lactiflorus* O. Fedtsch. и *Botriochloa ischaemum* (L.) Henr.

В верхнем течении реки ландшафт совсем иной. Исчезает плащ конгломератов, меняется характер течения, изменяется и облик растительности долины. Границей между областями среднего и верхнего течения можно считать место впадения в р. Пскем притока Анаульген. Выше долина суживается, превращаясь в узкую теснину с отвесными бортами, поднимающимися над урезом реки местами на несколько сотен метров. Толща конгломерата в верхнем течении размыта почти целиком, так что бортами долины являются обычно непосредственно склоны отрогов Пскемского и Угамского хребтов. Течение несколько спокойнее, поэтому пойма и молодые террасы выражены лучше. Богаче и растительность поймы.

Изменение характера растительности в пойме выражается прежде всего в изменении состава древесных пород: вместо грецкого ореха и плодовых деревьев появляются сначала тополя и ивы, а еще выше по течению — березы и древовидный можжевельник. По долине Пскема проходит северная граница ареала грецкого ореха, и он переходит здесь со склонов хребтов к реке. Последние (самые северные) рощицы его имеются на правом борту каньона р. Пскем, в 3 км выше впадения р. Анаульген.

Заросли ив и тополево-березовые рощи образуют полосы по берегам реки почти на всем отрезке верхнего течения, однако наибольшего развития они достигают у слияния рек Майдантала и Ойгаинга. Долина реки в этом месте несколько расширена, достигает 100—150 м ширины; здесь расположен довольно значительный (около 4 км в длину) массив пойменного леса на правом берегу ниже места слияния рек, получивший местное название Каранги-Тугай. Полоса леса имеется и по левому берегу, но там она у́же и выклинивается раньше.

Попадая в тень, даваемую мощными, достигающими 12—15 м высоты березами и тополями, под которыми густые заросли образуют тростник *Phragmites communis* Trin., вейник *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth или ежевику — *Rubus caesius* L. и где можно встретить ряд обычных лесных бореальных трав, забываешь, что находишься в Средней Азии. Долины Майдантала и Ойгаинга как бы «копируют» Пскем — в южных их частях они также, как долина Пскема, заполнены толщей конгломератов, в которой реки прорыли глубокие каньоны, выше реки имеют спокойное течение. И Майдантал и Ойгаинг имеют наибольшее падение в нижнем течении, что обусловлено выходами интрузивных гранитов, образующих поперечные ступени в обеих долинах.

Б. А. Федченко (1898), первый ботаник, посетивший верховья Пскема (долину Майдантала), ограничился очень краткой характеристикой; им отмечено наличие в долине березового и тополевого леса с ивами, а выше — арчи. П. А. Баранов (1923) несколько подробнее описал долину Майдантала. Спустившись в нее с северо-востока по правому притоку — Корум-Тюру, он отметил: «. . . Роща, целые леса раскинулись по обоим берегам Майдантала и на островах. Береза поражает своими могучими для Туркестана размерами, имея ствол в диаметре 12 и более вершков, а тополя и ивы были просто гиганты. . . Передо мной стояли настоящие хорошие леса, во многих местах которых было трудно пробраться. . . Сама река Майдантал представляет в этом месте необычную картину для горной реки. Вы видите спокойную величавую широкую реку равнины, текущую в берегах, поросших густым лесом». Е. П. Коровин (1934) только упоминает березовые леса в верховьях Пскема наряду с подобными же лесами в долинах Памира. Сведения о верховьях Пскема отсутствуют и в работах более поздних лет.

При посещениях верховьев Пскема в 1954 и 1958 гг. мы обратили внимание прежде всего на флористический состав пойменных лесов. Господствующими породами в них являются березы и тополя, причем как те, так и другие представлены рядом видов. Среди берез наибольшую роль играют высокоствольные *Betula tianschanica* Rupr. и *B. turkestanica* Litw. Их распространение не ограничивается областью верховьев Пскема, по боковым ущельям и у самой воды, они встречаются и в нижнем течении. Так же высокоствольна и *Betula pendula* (L.) Roth, встречающаяся по всей долине Пскема. Особенностью западнотяньшанских образцов ее является узость крыла орешка (ширина

крыла равна ширине орешка); в то же время по признакам формы листа, цвета коры и повислости ветвей пскемская береза очень близка к типичной *B. pendula*. Мы видели высокоствольные березняки как по Майданталу, так и по Ойгаингу, верхняя граница их распространения — 2100—2300 м над ур. м.

В составе высокоствольных березняков сначала в виде примеси, а несколько выше, замещая их полностью, появляются кривоствольные березы. Березы криволесья оказались чрезвычайно трудноопределимыми. При любезной помощи специалиста по систематике берез В. Н. Васильева удалось определить принадлежность их к трем видам. Это краснокорая *Betula pamirica* Litw. (по нашим же сборам она приведена для этого района В. П. Голоскоковым в III томе «Флоры Казахстана»), серокорая *B. saposhnikovii* Sukacz. и *B. alajica* Litw. Чаще встречаются первые два вида, образуя труднопроходимые рощи близ воды, алайская же береза была встречена нами только однажды, близ слияния Ойгаинга и Майдантала.

Тополь образует небольшие высокоствольные леса наряду с березой по всему верхнему течению Пскема, Майданталу и Ойгаингу, но исчезает выше по течению рек значительно раньше, чем береза. Чаще всего встречаются смешанные тополево-ивовые или тополево-яблоневые леса. Преобладает *Populus tadshikistanica* Kom., отдельные экземпляры которого достигают высоты 8—15 м. Близ воды иногда растет и осокорь *P. nigra* L.

Ивы представлены несколькими видами, из которых чаще всего встречаются две: невысокая (2—3 м) *Salix niedzwieckii* Gorz. в нижней и средней частях долины р. Пскем, поднимается местами и в долину верхнего течения, особенно по галечниковым отмелям, и более крупная, достигающая высоты 4—5 м *S. oxycarpa* Anderss. — преимущественно в верхнем течении. В высоких частях долин Ойгаинга и Майдантала (выше 2000 м) к *S. oxycarpa* примешиваются более северные, также крупные ивы — *S. turanica* Nas. и *S. tianschanica* Rgl.

Плодовые деревья — яблоня *Malus sieversii* (Ledeb.) Roem., рябина *Sorbus tianschanica* Rupr. и магалебская вишня *Cerasus mahaleb* (L.) Mill. поднимаются по долинам Майдантала и Ойгаинга на значительную высоту (нами отмечены плодоносящие яблони в долине Ойгаинга на высоте около 2000 м). Яблоня распространена по всей долине Пскема от 700 до 2000 м над ур. м., тяньшанская рябина появляется лишь в верховьях (близ слияния Майдантала и Ойгаинга и в долинах этих рек). Из боярышников *Crataegus altaica* Lange и *C. turkestanica* A. Pojark. поднимаются до верховьев Пскема (1500—1700 м), *C. pontica* C. Koch исчезает в среднем течении реки (выше пос. Пскем). Изредка в ивняках встречается облепиха *Hyppophaë rhamnoides* L.

Примерно на высоте 1200—1300 м в пойменных лесках (особенно в боковых ущельях) появляется высокоствольная арча *Juniperus semiglobosa* Rgl. и *J. seravschanica* Kom. Как и на склонах хребтов, в долинах рек верхняя граница древовидной арчи проходит на высоте 2100—2300 м над ур. м. Она смыкается с нижней границей стланиковой арчи *J. turkestanica* Kom. var. *fruticosa* Kom.

Кустарниковый ярус в пойменных лесах довольно богат. Это различные виды жимолости — *Lonicera tianschanica* A. Pojark., *L. karelini* Bunge, *L. simulatrix* A. Pojark., крушина *Rhamnus cathartica* L., барбарис *Berberis integerrima* Bunge, черная смородина *Ribes janczewskii* A. Pojark., ежевика *Rubus caesius* L., бересклет *Euonymus koopmanni* Lauche, *Miricaria alopecuroides* Schrenk.

Своеобразен состав травяного покрова, ряд бореальных видов, редких для района, найден только здесь, а некоторые находки оказались редкими для Средней Азии в целом. Приведем некоторые из них.

1. *Equisetum hiemale* L. Найден в тенистом березняке близ устья р. Ойгаинг. По-видимому, это одно из самых южных местонахождений вида в Средней Азии, он не вошел ни во «Флору Узбекистана», ни во «Флору Таджикистана», а во «Флоре Киргизии» приводится только для Иссык-Кульской котловины. Севернее этот вид встречается в горах Каратау.

2. *Carex pallescens* L. Изредка встречается по берегам лесных ручьев в Каранги-Тугае.

3. *Listera ovata* (L.) R. Br. найдена в Каранги-Тугае, в лесочке из *Betula tianschanica* со сплошным покровом *Calamagrostis epigeios*. Это — третье местонахождение вида на территории Средней Азии и Казахстана. Впервые листера была собрана А. Регелем близ г. Верного в долине р. Алмаатики в 1880 г.; впоследствии найдена в окрестностях Ташкента на берегу арыка («Флора Узбекистана», I). Следует, вероятно, ташкентские образцы считать занесенными из долины Пскема.

4. *Neottia kamtschatea* (L.) Rchb. f. Встречается единично под пологом криволесья из *Betula pamirica* Litw. по правому берегу р. Ойгаинг в среднем течении (близ ущ. Текеш). Это — седьмое местонахождение данного вида в Средней Азии, в конце прошлого века это растение было собрано дважды, В. Л. Комаровым в Зеравшане близ оз. Искандер-Куль в 1892 г. и Д. И. Литвиновым в Андижанском уезде, в еловом лесу у перевала Кенкол в 1899 г. Во «Флоре Киргизии» оно приводится для Алая без точных указаний. Во «Флоре Таджикской СССР» (II, 1962) гнездовка показана для 5 местообитаний. Интересно, что в Западном Тянь-Шане встречаются и некоторые другие орхидные, что обусловливает в целом богатство района орхидными. Так, по всей долине Пскема вплоть до верховий нередко встречается единично, а в среднем течении Ойгаинга местами образуя пятна из десятков экземпляров *Orchis umbrosa* Kar. et Kir. Под пологом деревьев — тополей, берез и ив — по долине Пскема довольно обычны и дремлики *Epipactis palustris* (Mill.) Crantz и *E. latifolia* All. По пойме реки они проникают далеко вниз, вплоть до пустынного пояса. Нам не удалось найти

E. royleana Lindl., хотя этот вид был собран в Чаткальском хребте (Линчевский и Костина, 1928 г.), однако обитание его в нашем районе весьма вероятно.

5. *Pyrola rotundifolia* L. Довольно часто встречается в березняках в верховьях р. Пскем, от Каранги-Тугая и выше, по долинам Майндантала и Ойгаинга. Отмечена и южнее, в Фергане, Памиро-Алае (Алайский хребет, Заалайский хребет, Зеравшан — Б. А. Федченко, 1909). К северу и востоку (северный склон хр. Таласский Алатау и другие хребты Северного Тянь-Шаня) становится обычным растением в горных березняках (Микешин, 1948; Павлов, 1948, и др.).

6. *Hypopitys monotropa* (L.) Crantz. Встречается в березняке на правом берегу близ устья р. Ойгаинг. Пока это самое крайнее юго-западное местонахождение вида в Средней Азии.

Примечателен также факт нахождения в пойменных березово-тополевых лесах в южном течении Майдантала, по Ойгаингу и в Карачи-Тугае бореальных представителей микофлоры: подберезовика (*Krombholzia scabra* (Fr.) Karst., сыроежки *Russula* sp. и булавицы *Clavaria* sp.

Приведенные факты свидетельствуют о разнородности элементов, слагающих флору Западного Тянь-Шаня и создающих неповторимые по своеобразию растительные группировки.

Характеристика отдельных типов лесов в верховьях Пскема сложна ввиду мозаичности и прерывистости их распространения в пойме.

Можно выделить участки с господством в них: 1) *Populus tadshikistanica* Kom., 2) *Betula turkestanica* Litw., 3) *B. tianschanica* Rupr., 4) *B. pendula* (L.) Roth, 5) *B. pamirica* Litw., 6) *Salix oxycarpa* Anderss., 7) *Juniperus semiglobosa* Rgl.

Почти нигде в пойме нельзя найти участок леса, образованный только одной древесной породой, всегда наряду с одной-двумя господствующими встречается несколько других пород в качестве примеси (чаще всего это ивы и плодовые деревья — яблоня, боярышники, магалебская вишня или рябина). Особенно широко распространена яблоня, разнообразие форм которой (по величине, цвету и вкусу плодов) поразительно.

Значение каждого типа леса в составе долинной растительности определяется высотной амплитудой доминантных видов. Диапазон высот обитания *Populus tadshikistanica* Kom. довольно широк — 1200—2000 м, поэтому тополевые лески широко распространены в верховьях Пскема, по Майданталу и Ойгаингу, а также по второстепенным притокам — рр. Чоралме, Бештор, Кок-Су, Текеш и др. Тополь образует наиболее высокоствольные (до 15 м) и наиболее сомкнутые (до 0.8—1) насаждения. Часто второй ярус в них бывает образован яблоней и боярышниками.

Высокоствольные березы *Betula tianschanica*, *B. turkestanica*, *B. pendula* имеют несколько бо́льшую высотную амплитуду (от 800—900 до 2200—2300 м), однако лесообразующую роль они играют также только в верхних частях долины, редко образуя сомкнутые насаждения (обычно их сомкнутость колеблется в пределах 0.4—0.7). В долинах Ойгаинга и Майдантала высокоствольные березняки часто подвергаются лавинному снеговалу, вследствие того, что березы строже, чем другие древесные породы, приурочены к отрицательным формам рельефа (ложбинам водотоков и т. п.), являющихся постоянными путями зимне-весенних лавин. Большинство берез в пойме — порослевого происхождения, что объясняется, вероятно, не только естественными (лавины и т. п.) причинами, но и воздействием человека (рубка на дрова и другие нужды). Постоянными спутниками берез являются ивы. Они образуют чистые насаждения на сухих галечниковых и притеррасных заболоченных участках поймы. На сухих местах преобладает *Salix oxycarpa* Anderss., на заболоченных — *S. turanica* Nas.

Березовое криволесье образует наряду с ивами пограничные с субальпами сообщества в пойме. Нижняя граница березового криволесья — 1800—2000 м. Это наиболее низкоствольные (3—5 м) насаждения в пойме. Незначительна в составе пойменных лесов и роль арчи *Juniperus semiglobosa* Rgl. Высокоствольные арчевники с густым подлеском из жимолостей, шиповника, вишни и других кустарников — наиболее редкоствольные насаждения (сомкнутость 0.1—0.2).

Литература

Баранов П. А. (1923). Ледник р. Корум-бель и флора его морены. Изв. Турк. отд. Русск. географ. общ., XVI. — Глазовская М. А. (1956). Почвы Бостандыкского района. В сб.: Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии. — Культиасов М. В. (1927). Вертикальные растительные зоны в Западном Тянь-Шане. Бюлл. САГУ, 14—15. — Липский В. И. (1907). По горным областям Русского Туркестана (Тянь-Шаня). Изв. РГО, XIII. — Микешин Г. В. (1948). К динамике высотных растительных поясов Западного Тянь-Шаня. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LIII (3). — Минквиц З. А. (1916). Растительность Ташкентского уезда Сыр-Дарьинской области. Тр. Почв.-ботан. эксп. Пересел. упр. Предварит. отчет о бот. иссл. в Сиб. и Турк. в 1914 г. — Павлов Н. В. (1948). Ботаническая география СССР. — Федченко Б. А. (1898). Поездка в Западный Тянь-Шань для изучения ледников Таласского Алатау. Изв. ИРГО, IV. — Федченко Б. А. (1903). В Западном Тянь-Шане летом 1902 г. Изв. ИРГО, XXXIX, V. — Федченко О. А. и Б. А. Федченко. (1909). Conspectus flora turkestanicae. Изв. Турк. отд. ИРГО, ч. 3. — Флора Казахстана. (1956—1965). — I—VIII. Изд. АН КазССР, Алма-Ата. — Флора Таджикской ССР. (1957). I, (1962). II. Л. Изд. АН СССР. — Флора Узбекистана. (1941—1962). I—VI. Изд. АН УзССР, Ташкент. — Шкапский О. А. (1906). Две поездки в горы Ташкентского уезда. Изв. ИРГО, XLII, 1. — Шульц В. Л. (1949). Реки Средней Азии. Зап. ВГО, нов. сер., 8. — Franchet A. (1883, 1884). Mission Capus. Plantes du Turkestan par M. A. Franchet, attaché a l'herbier du Museum. Ann. d. sci. natur, VII Serie, XV, XVI, XVII.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 10 VII1964)

УДК 582.542.1 (479.24) : 56.082.2

В. В. Виноградов

ТРОСТНИКИ ОЗЕР АХ-ГЕЛЬ, ИХ ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТЬ И ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РАЗВЕДЕНИЯ НУТРИИ

С 2 рисунками

Тростник обыкновенный *Phragmites communis* Trin. на озерах Ах-Гель является господствующим видом, образующим сплошные заросли. Он служит прекрасным укрытием от непогоды и хищников всем животным, образ жизни которых так или иначе связан с водой. Для многих обитателей озер тростник является кормовым растением.

Особенно велико значение тростника для болотного бобра — нутрии, жизнь которой немыслима без тростниковых крепей, без корневищ и молодых побегов тростника. На озерах Ах-Гель они ей служат единственным кормом в осенне-зимние месяцы. Даже весной при наличии злакового разнотравья по берегам и островам озер, и летом, когда все мелководье зарастает рдестами, наядой, урутью, нутрия продолжает, хотя и в меньшем количестве, поедать различные части тростника.

Озера Ах-Гель расположены в Мильской степи Кура-Араксинской низменности в Азербайджане. Мильская степь находится в области субтропического полупустынного климата. Озера окружает полынно-солянковая полупустыня, которая используется как зимнее пастбище.

Группа озер Ах-Гель состоит из 8 больших (от 100 до 700 га) и множества мелких водоемов, соединенных протоками и каналами, проходящими по тростниковым крепям. Общая площадь водно-болотных угодий этой группы озер около 5 тыс. га. Средняя глубина озер — 0.6—0.9 м; максимальная — 2 м. Грунт в большинстве случаев вязкий. Вода горько-соленая.

Водно-болотные растения представлены тростником, реже камышом трехгранным и клубнекамышом морским. Мелководные плеса летом зарастают рдестами (гребенчатым, курчавым), наядой, урутью колосистой, роголистником и лютиками.

Наши исследования на озерах Ах-Гель велись с целью определения производительности тростниковых ассоциаций и использования разного типа зарослей для вольного нутриеводства.

В связи с тем что водный режим Ах-Гельской депрессии неоднократно претерпевал резкие изменения (вплоть до полного исчезновения озер) и ранее сделанные геоботанические описания (Бейдеман и др., 1962) не могли быть использованы, нами была произведена съемка всех озер, заложены поперечные профили и подробно описаны растительные ассоциации.

Для определения хода роста стеблей тростника и динамики веса зеленой массы, в разных типах тростниковых зарослей было заложено 100 постоянных площадок по 1 кв. м, на которых раз в месяц пересчитывались все стебли и определялся прирост зеленой массы по укосам на соседних участках. В вольерах ежемесячно в течение 6—7 дней проводились опыты по скармливанию нутриям частей тростника, а в загонах, устроенных в природе, ставились опыты по стравливанию зарослей тростника с различной нагрузкой на единицу площади, с последующими наблюдениями за восстановлением растительности.

Типологией водно-болотных охотничьих угодий Кура-Араксинской низменности никто не занимался. Разработанные типы угодий или типы зарослей тростника для водоемов других широт (Данилов, 1947; Смиренский, 1950а, 1950б, 1951; Корсаков и Смиренский, 1956; Никифоров и Гибет, 1962) к условиям озер Ах-Гель не подходят; мы выделили на указанных озерах следующие типы угодий: 1) тростник прибрежный по мелководью; 2) тростник кобловый; 3) тростник плавневый.

В основу деления угодий на типы нами взяты 4 критерия: 1) таксационные показатели тростниковых зарослей; 2) водный режим; 3) морфология озерной котловины и 4) характер донных отложений.

1. Тростник прибрежный по мелководью. Этот тип угодий занимает окраины озер и участки в центральной части, примыкающие к островам.

Вдоль берегов тростник образует бордюры шириной от 5 до 30 м. Бордюры эти расчленяются песчаными или грязевыми пляжами. Встречаются куртины и колки тростника, некоторые из них достигают 2 га.

Таксационные показатели: высота стеблей 1.5—3.0 м; число стеблей на 1 кв м 38—140; вес зеленой массы 1.3—3.0 кг.[1]

Грунт дна очень вязкий. Обычный уровень воды — 50—60 см. Течение слабое. Общая площадь, занимаемая этим типом, около 1.5 тыс. га (30% общей площади угодий). Из них 1.1 тыс. га — открытые плеса, густо зарастающие погруженной растительностью (рдесты гребенчатый и курчавый, наяда, роголистник темно-зеленый, уруть).

Прибрежные заросли тростника по мелководью служат местом кормежки для водоплавающих, болотных птиц и нутрий.

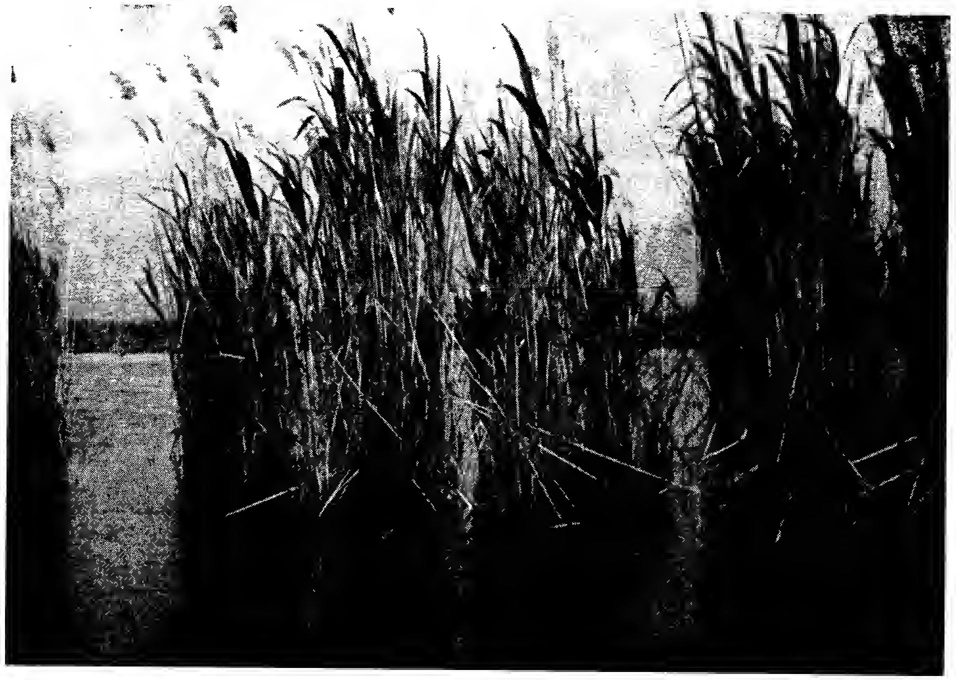


Рис. 1. Тростник кобловый.

2. Тростник кобловый (рис. 1). Этот тип занимает центральную наиболее глубоководную часть Ах-Гельской депрессии. Глубина здесь достигает 1.2—1.6 м при довольно твердом грунте. Течение слабое.

Тростник растет «коблами» (рис. 2), своеобразными куртинами, в которых подводная часть стеблей переплетается корешками. Промежутки между стеблями заполняются илом и вместе с отмирающими стеблями образуется плотная кочка.

Диаметр большей части коблов над поверхностью воды 50—70 см, но встречаются коблы и в 100—120 см. Расстояние между коблами 0.5—3 м. Промежутки между ними часто завалены отмершими стеблями тростника.

Таксационные показатели: высота стеблей (над водой) 4—5 м; число стеблей на 1 кв. м 24—40; вес зеленой массы на 1 кв. м 4—6 кг.

Кобловые тростники занимают площадь около 2.3 тыс. га, или 46% от общей площади угодий.

В коблах и на завалах между ними размещаются гнездовые колонии колпиков, каравaек, бакланов, пеликанов и цапель. В одиночку гнездятся серые гуси, лысухи, султанки и камышницы.

3. Тростник плавневый. Этот тип угодий, встречаясь повсеместно, чаще всего вклинивается между прибрежным и кобловым тростниками, занимая более возвышенные места. Уровень воды в плавнях не поднимается выше 10—15 см. Грунт из топкого, вязкого ила, человека не держит. Передвижение возможно только в лодке по глубоководным протокам и канавам, пересекающим плавни.

Тростник растет сплошной стеной, часто образуя непроходимые завалы. Однако и здесь встречаются небольшие плеса, глубиной в 60—70 см. Течение на плесах слабое.

---

[1] Большая разница в числе стеблей и их высотах в этом типе объясняется неоднородностью условий произрастания — от сухого берега до глубины 60—70 см.

Таксационные показатели: высота стеблей 3—4 м; число стеблей на 1 кв. м 109—132; вес зеленой массы 3—4 кг.

Плавневые тростники занимают около 1.2 тыс. га, что составляет 24% к общей площади угодий. Они охотно посещаются нутриями, которые поедают здесь в большом количестве молодые побеги и особенно корневища тростника, так как последние они добывают из жидкого, вязкого ила без особого труда. Зимой на плесах кормится множество речных уток.

Ростки тростника, или по-местному «пикули», появляются из грунта в течение всего года (табл. 1). Наличие сочных зеленых молодых ростков в зимние месяцы имеет большое значение для нутриеводства. Охотно их поедают также султанки и серые гуси.

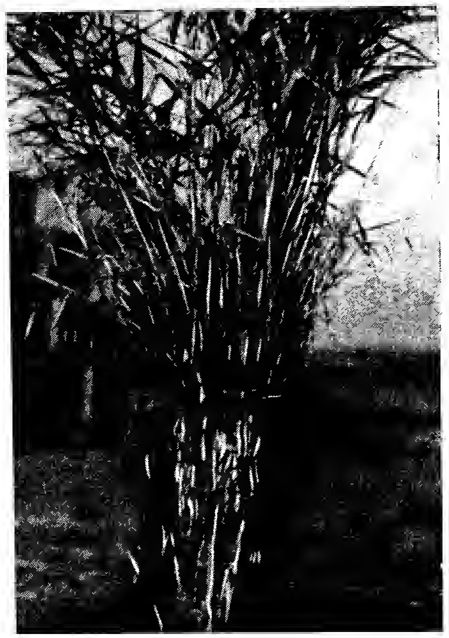


Рис. 2. Тростниковый кобел в разрезе.

В кобловом тростнике много ростков остается неучтенными, так как они появляются на подводной части кобла или внутри его. И в том и в другом случае обнаружить их очень трудно. Над водой молодые стебли тростника появляются в первых числах марта и к концу месяца достигают 80—90 см. Метелки появляются в последней декаде августа. Ход роста тростника по средневзвешенным высотам и числу стеблей показан в табл. 2.

Ежемесячная регистрация молодых побегов и стеблей по ступеням высоты дала возможность установить величину отхода тростника в весенне-летние месяцы. К главным потребителям тростника на озерах Ах-Гель мы причисляем нутрию (поедает корневища, побеги, стебли), водяную полевку (молодые побеги) и султанку (побеги, стебли). Остальные обитатели озер используют только стебли и листья усыхающего тростника или его завалы для гнезд. Отход всходов и зеленой массы тростника показан в табл. 3.

При определении урожая зеленой массы тростника обычно учитывается то, что осталось на корню, без потерь, которые зависят от численности животных-потребителей тростника и могут быть значительными. В нашем случае средневзвешенный отход зеленой массы на 1 кв. м зарослей по всем типам угодий — 1.30 кг или 13 тонн с гектара. По наблюдениям в 1961—1963 гг., существующая нагрузка на тростники (2—4 нутрии на 1 га, водяная полевка, султанка и др.) не сказывается на их состоянии. Однако приведенная цифра потерь достаточно убедительна, чтоб понять, что для развития вольного нутриеводства необходимо не только знать численность зверьков, но и уметь определять допустимую нагрузку на единицу площади угодий.

Для определения оптимальной нагрузки и были устроены в чистых зарослях тростника (в типе «тростник прибрежный») два загона, в которые ежемесячно, на разные сроки, сажали нутрий, отловленных по-соседству. Нагрузка в 1-м (а) загоне соответствовала 10 зверькам на 1 га, во 2-м (б) загоне — 20 зверькам на 1 га. Результаты опыта приведены в табл. 4.

ТАБЛИЦА 1

Среднее число молодых побегов на 1 кв. м зарослей тростника

Типы угодий	Месяцы							
	III	V	VI	VIII	IX	X	XI	XII[1]
Тростник прибрежный . . .	26.1	8.0	3.0	2.7	6.2	10.8	24.6	14.4
Тростник кобловый	10.0	4.0	3.0	1.4	2.4	5.4	13.2	10.2
Тростник плавневый	28.0	5.5	1.9	1.5	5.2	11.3	14.1	4.0

---

[1] В ноябре в районе пробных площадок полностью отмирает погруженная растительность (наяда, роголистник) и нутрия, водяная полевка и султанка в большом количестве уничтожают побеги тростника.

ТАБЛИЦА 2

Ход роста тростника по средневзвешенным высотам и изменение числа стеблей на 1 кв. м по месяцам

Тип угодий	30 III		8 V		7 VI		30 VIII	
	H	*n*	*H*	*n*	*H*	*n*	*H*	*n*
Тростник прибрежный . . .	17	31	99	97	106	116	130	125
Тростник кобловый	31	31	191	73	241	58	313	39
Тростник плавневый	34	57	96	94	137	105	182	96

Примечание к табл. 2 и 4 *H* — средневзвешенная высота; *n* — число стеблей на 1 кв. м

ТАБЛИЦА 3

Отходы зеленой массы тростника в результате жизнедеятельности животных и по другим причинам (на 1 кв. м зарослей)

Тип угодий	Всего учтено всходов с 1 III по 30 VIII	Осталось на 30 VIII		Отход зеленой массы (в кг)
		число стеблей	в процентах к общему количеству стеблей	
Тростник прибрежный	224	125	56	0.69
Тростник кобловый	76	39	51	1.85
Тростник плавневый	205	96	41	1.10

ТАБЛИЦА 4

Результаты пересчета стеблей тростника и измерения их высоты в загонах после содержания в них нутрий (на 1 кв. м зарослей)

Нагрузка и номера площадок	25 III		2 V		2 VI		30 VIII	
	H	*n*	*H*	*n*	*H*	*n*	*H*	*n*
Контроль, №№ 1—3 . . .	18	12	78	88	122	119	138	118
(а) 10 нутрий на 1 га, №№ 4—6, 7—9	6.5	0.6	40	192.5	105.5	151.5	111	155
Контроль, №№ 16—18 . . .	18	47	174	139	112	139	129	141
(б) 20 нутрий на 1 га, №№ 10—12, 13—15	3	0.3	99	210	108	153	91	119

Результаты опытов, приводимые в табл. 4, показывают, что под воздействием нутрий высота тростника по сравнению с контролем снизилась в загоне (а) на 20%, в загоне (б) — на 29.5%. Число стеблей и в 1-м и во 2-м случае увеличилось, но вновь появляющиеся стебли были ниже и тоньше. Таким образом, можно заключить, что в обоих вариантах были допущены слишком большие нагрузки, которые в ближайшие годы должны будут привести угодья к истощению.

Для выяснения количества поедаемых и повреждаемых стеблей и корневищ тростника мы в течение 6 весенне-летних месяцев (по 6—7 дней в месяц) проводили опыты по скармливанию нутриям различных кормов, встречающихся на озерах.

Каждая выкладка состояла из 3—5 видов растений. Среди них обязательно был тростник (стебли, корневища). На основании результатов 95 скармливаний мы пришли к заключению, что: 1) в весенне-летние месяцы нутрии уничтожают сырой массы тростника (ростков, стеблей, корневищ) в 2—3 раза больше, чем съедают; 2) весной на 1 кг живого веса нутрия в сутки уничтожает всходов и стеблей 186 г и 1312 г корневищ; при этом съедается соответственно 96 г и 433 г; летом уничтожается зеленой массы 99 г и корневищ 104 г; съедается стеблей и корневищ по 45 г (в конце весны зверьки в большом количестве поедают злаки, а летом другие погруженные в воду растения).

Вычислив средние величины за все 6 месяцев, нетрудно рассчитать, что нутрия весом в 5 кг за весну и лето уничтожает (поедает и повреждает при поедании) 650 кг корневищ и 123 кг зачатков побегов и стеблей тростника при наличии других видов корма. В указанное количество зеленой массы не входят стебли тростника, использованные на устройство гнезд, кормовых столиков, а также поврежденных при добывании корневищ. В действительности же «расход» зеленой массы тростника одной нутрией в весенне-летний период должен быть значительно бо́льшим.

Материалы за осенне-зимний период (период, когда нагрузка на тростниковые заросли возрастает), а также дальнейшая проверка наших расчетов и опытов в вольерах и в природе дадут возможность подойти к определению допустимой или оптимальной плотности популяции нутрий, т. е. оптимальной производительности нутриевых угодий озер Ах-Гель.

В заключение следует отметить, что тростниковые заросли озер Ах-Гель нуждаются в периодической расчистке от старых завалов. По берегам сухой тростник выбирается населением окрестных селений на сооружение надворных построек, изгородей и используется на топливо. Вдали от берегов и особенно в центральной части отпад накапливается годами и в результате образуются пустыри.

Хорошие результаты дает выжигание тростника в декабре—феврале. На численности охотничье-промысловой фауны выжигание не отразится, так как даже при сильном ветре огонь не захватывает больших площадей. Однако в конце февраля выжигание следует прекращать, так как в первых числах марта начинают устраивать гнезда серые гуси.

На гарях ростки появляются раньше и растут дружнее. Так, на четырех заложенных на гарях пробных площадках 27 III в среднем на 1 кв. м было 133 стебля высотой до 80 см (средняя высота 40 см) при весе зеленой массы 3.3 кг. Рядом, на завалах, где ил не прогревался солнцем, побеги отставали в росте. На 1 кв. м здесь их было от 10 до 50 шт. при средней высоте 26 см.

Кроме того, при вольном разведении нутрии очень хорошо весной периодически выкашивать небольшие участки с грубеющим тростником. На выкосах дружно появляются молодые побеги, которые охотно поедаются зверьками.

Литература

Бейдеман И. Н., З. Г. Беспалова, А. Т. Рахманина. (1962). Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. — Данилов Д. Н. (1947). Бонитировка ондатровых угодий. — Корсаков Г. К. и А. А. Смиренский. (1956). Зарастающие водоемы и их использование для ондатроводства. — Никифоров Л. П. и Л. А. Гибет. (1962). Опыт типологии ондатровых угодий в дельте Аму-Дарьи. В сб.: Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. — Смиренский А. А. (1950а). Типы ондатровых угодий Восточного Прибайкалья и их хозяйственная оценка. Тр. Всес. н.-и. инст. охотн. хозяйства, 9. — Смиренский А. А. (1950б). Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. — Смиренский А. А. (1951). Структура водных охотничьих угодий Западно-Сибирской лесостепи. Тр. Всес. н.-и. инст. охотн. хозяйства, 11.

Тбилиси.

(Получено 16 I 1964).

УДК 634.956.3 : 633.872 : 581.526.427

Г. М. Зозулин

ОПЫТ ПОСЕВА ДУБА *QUERCUS PEDUNCULATA* EHRH. В РАЗНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЛЕСОСТЕПНОЙ ПОДЗОНЫ

Для выяснения влияния разных растительных сообществ на рост дуба *Quercus pedunculata* Ehrh. нами в 1955—1958 гг. был проведен опыт, продолживший работы прошлых лет (Зозулин, 1957). На территории Центрально-Черноземного государственного заповедника (Курская область) в ур. Дубрашина, были выбраны 7 участков, расположенных в непосредственной близости друг от друга в одинаковых условиях рельефа (межбалочный водораздел с очень слабым пологим склоном к югу). Естественная растительность на этих участках была очень неодинакова и представляла основные плакорные растительные сообщества, характерные для центральных лесостепных районов Европейской равнины. Почвы на выбранных участках были более или менее однообразны, — мощные черноземы, в разной степени выщелоченные. Характеристика почв и общая характеристика места работы подробно дана в статьях Е. А. Афанасьевой (1940, 1947) и Г. М. Зозулина (1955); ниже приводятся только самые необходимые сведения. На выбранных участках были поставлены 7 вариантов опыта. В один и тот же день, 29 апреля 1955 г., на всех 7 участках был произведен рядовой посев дуба. Специально отобранные, местного происхождения, более или менее одинаковые по размеру и весу желуди высевались под меч Колесова на расстоянии примерно 20 см друг от друга. На каждом участке было высеяно по 1000 шт. желудей. Участки (варианты) опыта были следующие:

1-й участок — остепненная открытая поляна в лесу. Травянистое сообщество, близкое по видовому составу и строению к типичным участкам остепненных лугов заповедника (обычно именуемых луговыми степями). Проективное покрытие трав до 95—98%. Свежий вес корней и корневищ трав в слое почвы 0—20 см составил 4.5 кг на 1 м². При посеве желудей естественный растительный покров не нарушался и в дальнейшем никакого ухода за дубками не проводилось.

2-й участок — поляна в лесу, заросшая вейником наземным. Такие лесные поляны очень характерны для территории заповедника при отсутствии сенокошения. Общее проективное покрытие трав достигает 85—90%, при этом перекрытие очень небольшое, так как низкие ярусы почти не формируются. Свежий вес корневищ и корней трав в слое почвы 0—20 см составил 3.5 кг на 1 м². Здесь, как и на предыдущем участке, при посеве желудей естественный травянистый покров не нарушался и в дальнейшем никакого ухода за дубками не проводилось.

3-й участок — дубовый лес с предварительно полностью вырубленными деревьями и кустарниками. На этом участке в неприкосновенности были оставлены почва и травяной ярус. Проективное покрытие трав до 20%. Как и на предыдущих участкэх, в дальнейшем здесь никакого ухода за дубками не проводилось. К концу 1-го года на этом участке разросшиеся лесные травы и сорные растения дали общее проективное покрытие до 85%. В начале 3-го года опыта на участке была удалена молодая поросль деревьев.

4-й участок — дубовый лес с древесным ярусом, почти полностью состоящим из дуба черешчатого, единично встречается груша. Дуб порослевого происхождения, в возрасте 25—30 лет. Проективное покрытие древесного яруса до 85%. Кустарниковый ярус слабо развит, покрытие до 5%. Покрытие травянистого яруса достигает 20%. Свежий вес всех корней и корневищ в слое почвы 0—20 см составил 9.6 кг на 1 м², из них корневища и корни трав — 4.0 кг. На этом участке при посеве желудей (под пологом леса) естественный растительный покров не нарушался и в дальнейшем никакого ухода за дубками не проводилось.

5-й участок — распаханная и обработанная перед посевом желудей остепненная поляна, сходная по травянистому покрову с поляной 1-го участка. После высева желудей никакого ухода за дубками не проводилось. К концу 1-го года опыта проективное покрытие трав составило 40%, на 2-й и 3-й годы доходило до 75%.

6-й участок — распаханная и обработанная перед посевом желудей остепненная поляна (продолжение предыдущего участка). Здесь для контроля после посева желудей проводился регулярный уход за дубками, травы многократно выкашивались.

7-й участок — вырубленный дубовый лес с последующей распашкой и обработкой почвы. Здесь, как и на предыдущем участке, после посева желудей регулярно уничтожались всходы трав.

В 1-й сезон регулярно проводился учет сроков появления всходов дуба в различных вариантах опыта (табл. 1).

В течение 1955—1958 гг., ежегодно, в сентябре производился промер высот и диаметров дубков и подсчет количества листьев на каждом дубке. Первые 3 года учитывались все дубки, и средние цифры, приводимые за эти годы, являются средними от всего количества дубков. В последнем, 1958 г., учитывались без выбора по 100 дубков с каждого варианта опыта. Кроме того, ежегодно из каждого варианта опыта выкапывались по 3 средних экземпляра дубков, у которых измерялась и зарисовывалась корневая система.

Климатические показатели по данным метеостанции Центрально-Черноземного заповедника за годы опыта сведены в табл. 2.

В табл. 3 приводятся результаты промеров надземных частей дубков к концу 3-го года роста. Цифры, полученные в результате промера всех экземпляров, подвергнуты статистической обработке. В этой же таблице приводится средняя глубина проникновения корней в почву.

К концу 4-го года жизни показатели роста дубков (среднее из 100 измерений) по разным вариантам опыта дали следующую картину: очень интенсивное наращивание высот и диаметров имело место у дубков на пахоте с уходом, особенно на распаханной лесной площади (средняя высота достигла 100.1 см, средний диаметр 17.3 мм; у дубков на распаханной остепненной поляне соответственно 77.3 см и 15.0 мм). Количество листьев на 1 экз. достигало здесь в среднем до 458 шт. (на остепненной поляне с уходом до 293 шт.). Довольно значительно подросли дубки на пахоте без ухода (средняя высота 42.8 см, средний диаметр 5.7 мм, среднее количество листьев на 1 экз. 48.5 шт.). Несколько улучшились показатели роста и у дубков на площади с лесными травами с удалением деревьев и кустарников на вейниковой поляне и на остепненной поляне. К концу 4-го года на этих участках средние высоты дубков соответственно составили: 34.2, 35.1 и 27.7 см; средние диаметры — 3.5, 3.8 и 3.8 мм; среднее количество листьев — 15.1, 21.1 и 15.6 шт.

Самые низкие показатели роста были у дубков под пологом леса; здесь средняя высота составила только 16.9 см, средний диаметр — 2.3 мм и количество листьев — 4.6 шт. на одном экземпляре. Основные результаты опыта сводятся к следующему.

ТАБЛИЦА 1

Сроки появления всходов желудей дуба по вариантам опыта

Варианты опыта	Высеяно 29 IV (штук)	Взошло на:				Количество дубков к учету 9 IX
		31 V	13 VI	29 VI	16 VII	
1-й — остепненная поляна	1000	0	30	390	656	757
2-й — вейниковая поляна	1000	0	0	143	578	662
3-й — лесные травы с удалением деревьев и кустарников	1000	0	62	354	797	876
4-й — под пологом леса	1000	0	0	78	529	748
5-й — распаханная остепненная поляна без ухода	1000	130	649	708	777	824
6-й — распаханная остепненная поляна с удалением сорняков	1000	136	607	741	771	791
7-й — распаханная лесная площадь с удалением сорняков	1000	147	642	801	822	848

ТАБЛИЦА 2

Температура воздуха и осадки на территории Центрально-Черноземного заповедника за 1955—1957 гг.

Годы	Средняя годовая температура воздуха (в °С)	Годовая сумма осадков (в мм)	Сумма осадков за май—август (в мм)
1955	5.5	392.9	172.6
1956	3.0	616.0	399.3
1957	5.9	458.5	259.3
Средняя многолетняя (за 40 лет)	5.5	591.4	266.1

ТАБЛИЦА 3

Показатели роста посеянных дубков к концу 3-го года их жизни

Варианты опыта	Всего сохранилось дубков	Средняя высота дубков (в см)	Средний диаметр ствола дубков (в мм)	Среднее количество листьев на одном экземпляре (в шт.)	Средняя глубина проникновения корней в почву (в см)
1-й — остепненная поляна	592	22.7±0.32	2.6±0.03	9.4±0.20	113
2-й — вейниковая поляна	558	25.6±0.29	2.9±0.05	10.8±0.25	162
3-й — лесные травы с удалением деревьев и кустарников	520	27.5±0.51	4.1±0.06	12.6±0.48	139
4-й — под пологом леса	425	15.9±0.19	2.1±0.02	4.7±0.09	68
5-й — распаханная остепненная поляна без ухода	694	26.2±0.45	4.6±0.05	22.2±0.55	694
6-й — распаханная остепненная поляна с удалением сорняков	744	44.7±0.33	10.7±0.13	127.2±7.80	240
7-й — распаханная лесная площадь с удалением сорняков	810	53.4±0.65	11.6±0.11	152.5±7.50	225

1. В окружении трав прорастание желудей и формирование надземных побегов дуба запаздывает в среднем на 20—30 дней (сравнительно с участком на пахоте); в последующие годы отмечается более позднее листораспускание (на 10—20 дней) у дубков среди трав.

2. На всех участках проросло от 66 до 87% внесенных в почву желудей, независимо от характера окружающей растительности. В течение первых трех лет большинство дубков выжило на всех участках, хотя показатели их роста были резко различны в зависимости от условий окружения. Больше всего погибло дубков под пологом леса, где к концу 3-го года их осталось только 57% от всходов 1-го года.

3. Средняя высота дубков в разных вариантах опыта к концу 1-го года колеблется от 10.4 см на пахоте без ухода до 17.1 см на распаханной лесной почве с уходом. К 4-му году колебания средних высот дубков по разным вариантам резко возрастают: наиболее высокие (100.1 см) дубки — на пахоте с уходом, наиболее низкие (16.9 см) — под пологом леса (16% высоты по отношению к первым). Средняя высота дубков на пахоте без ухода составляет 42% к высоте дубков на пахоте с уходом, на остепненной поляне соответственно 27% и т. д.

4. Средние величины диаметров стволов дубков в разных вариантах опыта резко разнятся уже с 1-го года. Если на пахоте с уходом средний диаметр дубков к концу 1-го года составлял 4 мм, на пахоте без ухода он был только 2.6 мм, на остепненной поляне — 2 мм, а под пологом леса — 1.3 мм (т. е. в 3 раза меньше, чем на пахоте с уходом). К концу 4-го года диаметр стволов дубков на пахоте с уходом в 3 раза превышал диаметр стволов дубков на пахоте без ухода, в 4.5 раза — дубков на остепненной поляне и в 7 раз — дубков под пологом леса.

5. Количество листьев на одном экземпляре, важный показатель развития дубков, резко разнится по вариантам опыта уже с 1-го года. Особенно мало листьев на дубках под пологом леса (в среднем в 3 раза меньше, чем у дубков на пахоте с уходом). В последующие 3 года среднее количество листьев у дубков под пологом леса не возрастает, на полянах с травой увеличивается в 2—5—3 раза сравнительно с 1-м годом, на пахоте без ухода соответственно в 9 раз, а на пахоте с уходом в 30 раз.

6. В первые годы жизни рост корней дуба идет значительно интенсивнее, чем рост надземных частей. Глубина проникновения корней однолеток в разных вариантах опыта колеблется от 50 см под пологом леса до 137 см на пахоте с уходом. Даже у дубков, растущих под пологом леса, длина корней в 3 раза превышала высоту надземной части, на остепненной поляне — в 5 раз, на пахоте без ухода — в 11 раз. Только на пахоте с уходом уже с 1-го года образовались у дубков крупные боковые корни. В дальнейшем распространение корней вглубь наиболее интенсивно проходило у дубков опять-таки в этом же варианте опыта, на пахоте с уходом, где к концу 3-го года корни достигли 240 см глубины, а прирост главного корня в длину за 2-й и 3-й год роста составил 103 см. На пахоте без ухода прирост соответственно равнялся только 18 см, на остепненной поляне — 34 см.

7. Рост дуба в травянистом сообществе остепненных лугов резко тормозится. Дубки, растущие среди трав, по сравнению с дубками, растущими на пахоте с уходом, при прочих равных условиях в возрасте 3—4 лет отстают в росте в высоту в 2—3 раза, в 4—5 раз они отстают в наращивании толщины ствола, имеют в 15 раз меньше листьев на одном экземпляре, вдвое меньше углубляются корнями в почву и т. д. Дубки, растущие в условиях доминирования вейника наземного, близки по показателям роста к дубкам, растущим на остепненной поляне, но эти последние развиваются все же несколько хуже. Мало отличаются от них также и средние показатели роста дубков на участке с разросшимися травами после удаления деревьев и кустарников.

8. Промежуточное положение занимают дубки на пахоте без последующего ухода. Они значительно лучше по всем показателям роста по сравнению с дубками, растущими в окружении естественных травянистых сообществ, но в 2—3 и более раза (по разным промерам) хуже дубков, выросших рядом на пахоте с удалением сорняков. Сорные растения резко тормозят рост дуба, но растения сомкнутых естественных травянистых сообществ представляют собою еще большее препятствие для роста дуба в первые годы жизни.

9. Наихудшие показатели были у дубков под пологом леса. Испытывая затенение, они отстают от дубков среди трав в росте как вверх, так и в толщину примерно в 2 раза и несут самое малое среднее количество листьев на одном экземпляре.

Проведенный нами опыт дал количественные показатели, которыми можно охарактеризовать взаимоотношения между дубом и травами в условиях центральных районов лесостепи. На контрольных вариантах опыта — пахоте с уходом, дубки в первые годы по всем показателям во много раз превосходили своих сверстников, выросших среди ненарушенной дернины остепненного луга и других травянистых сообществ. Факт угнетающего действия трав на подрост дуба был известен и ранее, но он нуждался в подтверждении опытными количественными данными, которые и были получены в нашем исследовании. Интересно отметить также, что почвы, бывшие под лесом, оказались значительно эффективнее для роста дуба, чем почвы, бывшие под остепненной поляной (участки 6-й и 7-й опыта, в обоих случаях мощные черноземы, но на 6-м участке с более растянутым гумусовым горизонтом и несколько более выщелоченным).

По всем показателям роста дубков условия выращивания их в изложенном здесь опыте можно расположить в следующий ряд от самых лучших к наиболее худшим: наилучшие условия — пахота с последующим уходом на черноземе из-под леса — пахота с последующим уходом на черноземе под травянистой растительностью — пахота без дальнейшего ухода — окружение лесных трав—окружение остепненных травянистых сообществ, и наихудшие условия — под пологом леса.

Растительность остепненных лугов центральных районов лесостепи, хотя и резко задерживает рост дуба, но не является абсолютным препятствием для его расселения при условии, если желуди попадают в почву.

Литература

Афанасьева Е. А. (1940). К вопросу о сезонном передвижении карбонатов в мощных черноземах. Тр. Центр.-Черноземн. госзапов., 1. — Афанасьева Е. А. (1947). Происхождение, состав и свойства мощных черноземов Стрелецкой степи. Тр. Почв. инст. им. В. В. Докучаева АН СССР.— Зозулин Г. М. (1955). Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном госзаповеднике. Тр. Центр.-Черноземн. госзапов , 3.— Зозулин Г. М. (1957). Влияние разных типов травянистого покрова на рост и развитие дуба в первые годы жизни. Тр. Центр.-Черноземн. госзапов., 4.

Центрально-Черноземный
государственный заповедник,
Курская область.

(Получено 13 IV 1965).

УДК 581.145 : 582.475

М. М. Игнатенко

«ЦВЕТЕНИЕ» *PINUS SIBIRICA* MAYR В РАННЕМ ВОЗРАСТЕ

Сосна сибирская или кедр сибирский *Pinus sibirica* Mayr — хвойное вечнозеленое дерево, достигающее 30—35 м в высоту и до 1.5 м в диаметре на высоте груди. По данным многих авторов, «цветение» кедра сибирского при свободном стоянии деревьев начинается с 20—25 лет (Ванин, 1960; Некрасова, 1961; Петров, 1961). Некоторые считают, что при достаточном освещении кедр начинает плодоносить с 30 лет (Гроздов, 1960).

При обследовании лесных культур кедра сибрского в квартале № 86 Стрельнинского парклесхоза (около ст. Стрельна Ленинградской области) в 1964 г. нами выявлены экземпляры кедра, у которых образование пыльниковых и семенных шишек началось на 9-м году жизни саженцев.

Культуры эти были заложены в мае 1964 г. 8-летними саженцами, выращенными в постоянном питомнике парклесхоза (Игнатенко, 1964). Росли саженцы в питомнике свободно, они были размещены на площадях 1×0.5 м. Саженцы были выращены из семян, присланных из Сибири.

Ухода за саженцами кедра в питомнике не было никакого, вследствие этого почва была сильно задернена. На участке, где они произрастали, почти ежегодно весной наблюдался застой талых вод. Почва на участке подзолистая, бедна питательными веществами. Прирост у саженцев очень небольшой.

Весной 1964 г. из постоянного питомника деревца *Pinus sibirica* были пересажены на участок лесных культур в квартале № 86 Стрельнинского парклесхоза на хорошую плодородную почву с большим содержанием гумуса. Приживаемость культур достигла 99%.

20 июня 1964 г. было обнаружено, что семь экземпляров (из 487 высаженных) начали «цвести» (см. таблицу).

Характеристика саженцев кедра сибирского, начавших «цвести» на 9-м году жизни

Номера саженцев	Высота (в см)	Прирост в высоту за вегетационный период 1964 г. (в см)	Диаметр у корневой шейки (в мм)	Число мужских «соцветий»	Число колосков в «соцветиях»	Число женских шишек	Высота, на которой появились мужские и женские шишки (в см)
1	49	6	16	12	2—8	—	24—31
2	32	5	14	—	—	1	32
3	58	9.5	19	—	—	1	58
4	37.5	5.4	16	—	—	1	37.5
5	59	6.5	18	1	5	—	19
6	54	7.5	19	1	1	—	37
7	72	9	22	—	—	1	72

Как видно из таблицы, три саженца имели тычиночные колоски, а у четырех на самой вершине главного побега (прироста текущего года) были только женские шишки. Последние мы искусственно опылили, в результате чего образовалась «озимь».

Ранняя репродукция у голосемянных после пересадки известна у *Larix decidua* Mill. (Молотков, 1960).

«Цветение» саженцев *Pinus sibirica* в 9-летнем возрасте вызвано, по нашему мнению, их весенней пересадкой, которая стимулировала образование генеративных органов.

Согласно данным многих авторов, заложение генеративных органов у кедра происходит в год, предшествующий «цветению» (Некрасова, 1961). В данном случае повреждение корневой системы саженцев во время выкопки и резкое изменение условий местопроизрастания (в лучшую сторону), по-видимому, способствовали развитию генеративных почек.

Литература

Ванин А. И. (1960). Дендрология. — Гроздов Б. В. (1960). Дендрология. — Игнатенко М. М. (1964). Кедр вблизи Ленинграда. Садоводство, 10. — Молотков П. (1960). Ранняя репродукция и анамалии в цветках *Larix decidua* Mill. Бот. журн., 4. — Некрасова Т. П. (1961). Плодоношение кедра в Западной Сибири. — Петров М. Ф. (1961). Кедровые леса и их использование.

Трест Лесопарковой зоны,
г. Ленинград.

(Получено 1 XII 1964).

УДК 581.821 : 582.783

И. Г. Зубкова

ЭПИДЕРМА ЛИСТА *VITACEAE* И ЕЕ СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

С 7 рисунками

Среди ряда признаков эпидермы особое значение для систематики имеет порядок расположения околоустьичных клеток. Этот признак отличается большой устойчивостью и давно обратил на себя внимание ботаников, пытавшихся использовать особенности строения эпидермы для целей таксономии. Первые шаги в этом направлении были сделаны еще Веском, давшим первую классификацию типов расположения околоустьичных клеток (Vesque, 1889). Впоследствии Меткаф и Чок (Metcalf a. Chalk, 1950), доработав и несколько упростив классификацию Веска применили ее для большинства семейств двудольных. О ценности эпидермального анализа уже неоднократно сообщалось рядом авторов, среди которых можно указать С. Ф. Захаревич (1954), И. Н. Свешникову (1955), А. Я. Штромберг (1956), Н. Т. Скворцову (1960), М. А. Баранову (1962) и др. Внимание к эпидерме особенно возросло в настоящее время, и это не случайно, так как признаки организации эпидермы являются достаточно постоянными не только для данного вида, но и для рода, а иногда и для семейства. Вот почему особенности строения эпидермы можно с успехом использовать не только при определении современных растений, но также, что очень важно, в палеоботанике, в систематике и филогении, в фармацевтической практике и т. д. Кроме того, метод кутикулярного анализа относительно прост и может быть довольно быстро освоен.

Классификация Меткафа и Чока, которую мы применяем в своей работе, основана на характере распределения околоустьичных клеток в эпидерме зрелого листа. Все разнообразие рисунков эпидермы двудольных (в плане) они свели к 4 основным типам: 1) аномоцитный (беспорядочноклетный, или ранункулоидный) тип, 2) анизоцитный (неравномерноклетный, или круцифероидный) тип, 3) парацитный (параллельноклетный, или рубиацеоидный) тип и, наконец, 4) диацитный (перекрестноклетный, или кариофиллоидный) тип.[1] Однако исследованный ими огромный материал по эпидерме двудольных показал, что можно выделить по крайней мере еще один тип организации эпидермы. при котором устьице находится как бы в розетке околоустьичных клеток. Такое расположение было названо ими актиноцитным. А. Я. Штромберг, обнаружив кольцевое распределение околоустьичных клеток, выделила новый тип эпидермы, назвав его кольцеклетным или энциклоцитным. Однако даже при расширении классификации все же не удается поместить в ее рамки все разнообразие эпидермы двудольных. Меткаф и Чок вышли из положения, дав в своей таблице распределения семейств двудольных по определенным анатомическим признакам (Metcalf a. Chalk, 1950 : 1333) отдельную группу с «особыми» типами устьиц (special types), включив сюда некоторые растения с актиноцитным расположением устьиц. А. Я. Штромберг также воспользовалась этим термином, но, по-видимому, придала ему несколько более узкое значение промежуточного между типичным энциклоцитным и аномоцитным типом. В этой статье мы не будем долго останавливаться на классификации Меткафа и Чока, так как она подробно представлена и в работе авторов и в замечательной сводке А. Я. Штромберг (1956). Для того чтобы быть понятыми, мы остановимся далее только на тех типах организации эпидермы, которые встречаются в сем. *Vitaceae*.

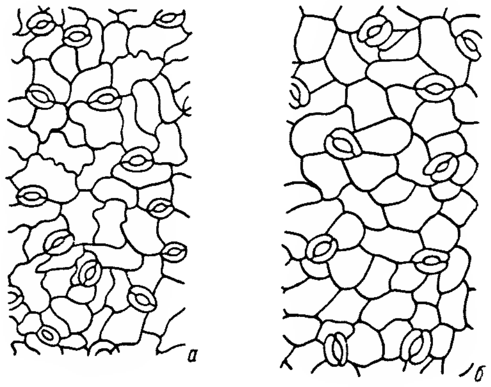


Рис. 1. Аномоцитный тип устьиц.

а — *Leea sundaica* Miq.; *б* — *Cissus antarctica* Vent.

Нами была исследована верхняя и нижняя эпидерма 78 видов из 14 родов (включая род *Leea* в полном объеме и подрод *Cyphostemma*, который мы выделили для удобства из обширного рода *Cissus*, так как этот подрод характеризуется вполне определенным набором анатомических признаков).[1]

Верхняя эпидерма Виноградных, как правило, значительно отличается от нижней, и прежде всего тем, что у подавляющего большинства изученных представителей этого семейства устьица встречаются только на нижней стороне листа (91.1% видов). Исключение составляют 8.9% видов, имеющих амфистоматические листья, причем в этом случае устьица на нижней эпидерме располагаются более плотно. У некоторых видов отмечены единичные устьица на верхней эпидерме, приуроченные к жилкам листа. У многих видов клетки верхней и нижней эпидермы отличаются не только размерами (обычно клетки верхней эпидермы крупнее), но и характером очертания стенок. Например, очертания клеток на верхней эпидерме (в плане) прямолинейные, на нижней извилистые, либо округлые, или, если очертания клеток извилистые, то этот признак на верхней эпидерме проявляется более резко, чем на нижней. Околоустьичные клетки большинства видов сем. *Vitaceae*, как правило, резко отличаются по форме и размерам от остальных клеток эпидермы, однако имеется значительное количество видов, у которых эти различия отсутствуют (29.5% видов). Число околоустьичных клеток варьирует от 3 до 10, однако у подавляющего большинства представителей семейства устьица окружены 4—5 клетками. Очертания эпидермальных клеток у Виноградных округлые, прямолинейные и реже извилистые. Толщина стенки клеток эпидермы варьирует от очень тонкостенных, едва видимых под микроскопом, до сильно утолщенных. У отдельных видов имеется хорошо развитая кутикула, которая нередко образует папиллы (особенно мощные вблизи устьиц), закрывающие рисунок эпидермы.

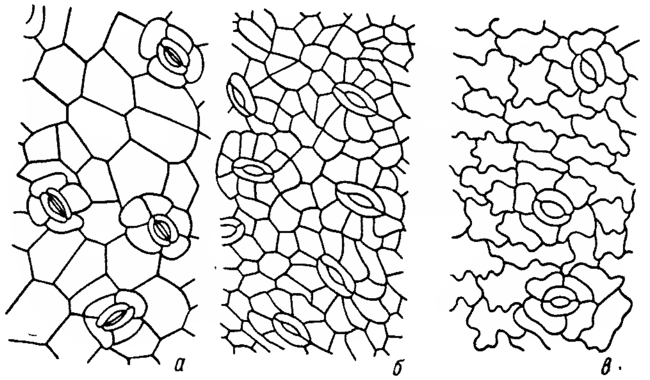


Рис. 2. Энциклоцитный тип устьиц.

а — *Pterisanthes beccariana* Planch.; *б* — *Ampelocissus cinnamomea* Wall.) Planch.; *в* — *Cissus rhombifolia* Vahl.

---

[1] Мы считаем, что следует отказаться в дальнейшем от терминов ранункулоидный, круцифероидный и т. д., поскольку они были предложены Веском (1889) для различных модусов образования устьиц, а не для взрослого листа. Аналогичное пожелание высказала и Грамба (Grambast, 1954), предложившая сохранить термины Веска именно для обозначения модусов образования устьиц.

[1] Некоторые авторы, как например Декуань (Descoings, 1960), выводят подрод *Cyphostemma* Planch. из рода *Cissus* L., возводя его в ранг самостоятельного рода.

Прежде чем перейти к более детальному обсуждению исследованного материала, мы позволим себе немного остановиться на понятиях, определяющих некоторые типы строения эпидермы. Из 5 типов расположения околоустьичных клеток, выделенных Меткафом и Чоком, в сем. Виноградных нами отмечено только 2 — аномоцитный и актиноцитный. Аномоцитный тип мы рассматриваем в понимании Меткафа и Чока, согласно которым клетки, окружающие устьица, не имеют какой-либо определенной ориентации; кроме того, они не отличаются от остальных клеток эпидермы ни по форме, ни по величине (рис. 1, *а*, *б*). Термин актиноцитный тип, предложенный Меткафом и Чоком, и термин энциклоцитный тип, предлагаемый А. Я. Штромберг, не являются синонимами. Для эпидермы многих растений, в том числе и для Виноградных, характерно тяготение околоустьичных клеток к устьицу, что проявляется в особой ориентации этих клеток, образующих обкладку, розетку клеток вокруг устьица, причем смежные боковые стенки этих клеток направлены по радиусу к центру щели. Такое расположение околоустьичных клеток свидетельствует об известной упорядоченности клеточных делений и не может быть случайным. Следовательно, подобное распределение околоустьичных клеток нельзя относить к аномоцитному типу, который, как известно, предполагает отсутствие какой бы то ни было упорядоченности в расположении околоустьичных клеток. Для обозначения такого распределения околоустьичных клеток термин актиноцитный, лучистоклетный, кажется нам вполне удачным (рис. 2—6). При этом клетки, тяготеющие к устьицу, могут быть различной формы и длины, и внешние контуры их стенок, в силу этой причины, не образуют окружности, хотя их общая тенденция группироваться вокруг устьица в виде звездочки или розетки несомненна (рис. 5—6).

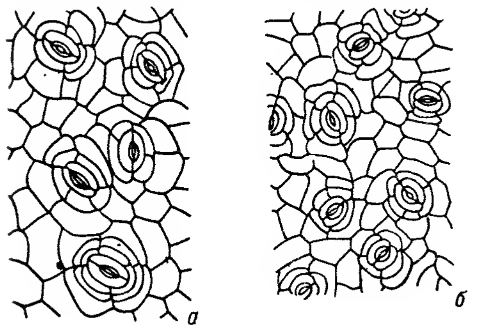


Рис. 3. Энциклоцитный тип устьиц (2 кольца).

а — *Tetrastigma crassipes* Planch.; *б* — *Tetrastigma rupestre* Planch.

Однако в отдельных случаях околоустьичные клетки образуют не розетку, а отчетливое кольцо, причем внешние контуры клеточных стенок представляют собой более или менее правильную окружность (рис. 2—4). Такой тип вполне логично, как это сделала Штромберг, назвать кольцеклетным. Кольцо клеток, окружающих устьице, может быть однорядным (рис. 2, *а*, *б*, *в*), двурядным (рис. 3, *а*, *б*) и даже трехрядным (рис. 4), что опять-таки необходимо учитывать при описании эпидермы.

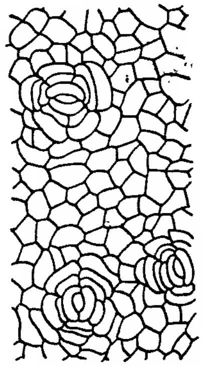


Рис. 4. Энциклоцитный тип устьиц (3 кольца).

Cissus rotundifolia Vahl.

Для внесения необходимой ясности мы даем более подробное определение этим двум типам. Под кольцеклетным или энциклоцитным типом мы понимаем такой способ организации эпидермы при котором: 1) околоустьичные клетки примыкают друг к другу по всей длине смежных стенок, образуя кольцо или обкладку; 2) внешние очертания околоустьичных клеток образуют правильную или почти правильную окружность; 3) околоустьичные клетки, как правило, отличаются по форме от остальных клеток эпидермы. Причем, как показывают наши данные, существуют варианты этого типа, а именно околоустьичные клетки могут образовать 1, 2 и даже 3 кольца.

Под актиноцитным, лучистоклетным типом (рис. 5—6), в согласии с Меткафом и Чоком, мы понимаем такой тип строения эпидермы, при котором: околоустьичные клетки образуют обкладку, розетку, но внешние очертания этих клеток не образуют окружности, и, наконец, околоустьичные клетки часто отличаются по форме и размеру от остальных клеток эпидермы (рис. 5—6). Из всей суммы изученных нами видов в сем. Виноградных эпидерма 40 видов, что составляет 51.3%, имеет актиноцитный тип строения, 36 видов (46.1%) — энциклоцитный, и только 2 вида (2.6%) — аномоцитный. В этом отношении наши данные противоречат утверждению Меткафа и Чока (1950), что наиболее характерным типом строения эпидермы Виноградных является аномоцитный тип.

Очень интересно распределение этого признака по родам. В 6 родах семейства, включая 3 монотипных рода, все исследованные представители имеют актиноцитный тип строения эпидермы (*Cyphostemma*, *Partenocissus*, *Ampelopsis*, *Acareosperma*, *Pterocissus*, *Clematicissus*). В родах *Cayratia* и *Vitis* этот тип встречается у 80% из числа изученных видов. В родах *Rhoicissus*, *Cissus* и *Leea* актиноцитный тип характеризует только 50% представителей. Для родов *Pterisanthes* и *Tetrastigma* характерен энциклоцитный тип строения эпидермы, причем наиболее наглядно он проявляется в роде *Tetrastigma*, где преобладают виды с двойным кольцом околоустьичных клеток (64.3%); остальные 35.7% видов имеют четко выраженное одинарное кольцо с тенденцией к образованию двойного кольца. Что касается рода *Pterisanthes*, то здесь все исследованные виды имеют однорядное, хорошо очерченное кольцо, причем клетки кольца резко отличаются и по величине и по форме от остальных клеток эпидермы. В роде *Ampelocissus* этот тип организации эпидермы встречается у 62.5% видов, а в роде *Rhoicissus* — у 50%. В самом крупном роде семейства *Cissus*, преобладает лучистоклетный тип строения эпидермы (53.8%), кольцеклетный тип отмечен у 38.5% видов этого рода и аномоцитный — у 7.7% видов. Примерно такая же числовая последовательность характеризует и род *Leea*. Интересно отметить, что аномоцитный тип был обнаружен только у 2 видов из рода *Cissus* и из рода *Leea*.

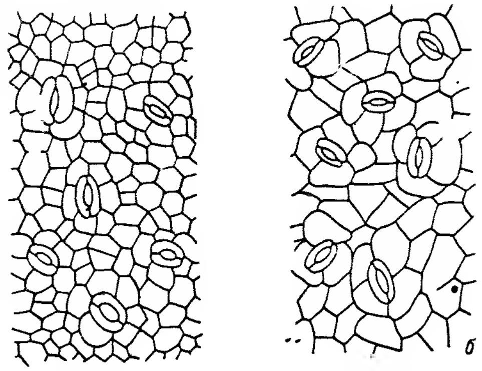


Рис. 5. Актиноцитный тип устьиц (околоустьичные клетки отличаются от остальных клеток эпидермы).

а — *Vitis vinifera* L., *б* — *Leea brunoniana* C. B. Clarke.

Набор основных признаков строения эпидермы (так же как и черешка) у различных представителей сем. *Vitaceae* относительно однообразен и не может иметь первостепенного таксономического значения. Однако для большинства родов можно указать какую-то определенную комбинацию в пределах основного набора признаков, характеризующих все семейство в целом. Так, например, для рода *Cayratia* характерны округлые очертания эпидермальных клеток, резкое отличие околоустьичных клеток от остальных клеток эпидермы, число которых всегда 4—5, в то время как в роде *Ampelocissus* встречаются виды, у которых устьица окружены 8—10 клетками. Для подрода *Cyphostemma* наряду с прямолинейными очертаниями клеток характерна идентичность эпидермальных клеток; количество околоустьичных клеток здесь типичное для семейства (4—5). В роде *Leea* (в полном объеме) около половины видов имеют устьица, окруженные 3—4 клетками (этот признак встречается только у *Leea*), очертания эпидермальных клеток здесь, как правило, извилистые. В роде *Vitis* околоустьичные клетки резко отличаются по величине и форме от остальных клеток эпидермы, количество их обычно 5—6, очертания эпидермальных клеток прямолинейные. Для довольно обширного рода *Tetrastigma* (93 вида) характерна прямолинейная очерченность клеток, исключая околоустьичные клетки, которые здесь всегда округлые и образуют 1 или 2 кольца, число их, обычное для Виноградных, — 4 — 5 клеток и т. д.

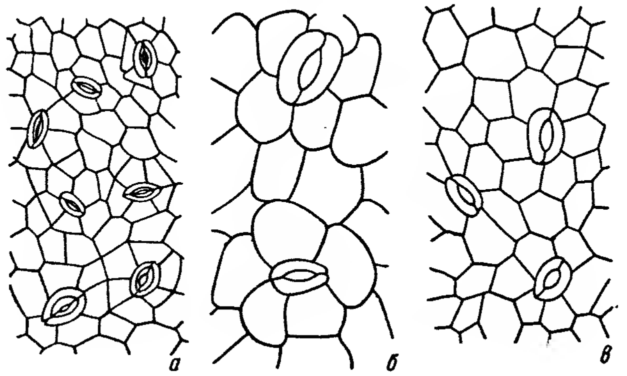


Рис. 6. Актиноцитный тип устьиц (околоустьичные клетки не отличаются от остальных клеток эпидермы).

а — *Rhoicissus pauciflora* (Burch.) Planch.; *б* — *Partenocissus himalayana* (Royle) Planch.; *в* — *Cissus producta* Afzel.

Почти каждый род семейства можно охарактеризовать каким-то определенным набором признаков, за исключением таких крупных родов как *Cissus* (350 видов, включая подрод *Cyphostemma*), *Ampelocissus* (94 вида) и *Leea* (около 70 видов), где отмечено большое разнообразие всех основных признаков, характеризующих эпидерму *Vitaceae* в целом. Эти данные, так же как и данные по черешку, еще раз убеждают в том, что развитие различных морфологических признаков в пределах семейства Виноградных шло параллельными рядами в различных таксонах семейства.

Вопреки общепринятой точке зрения о примитивности аномоцитного типа, мы склонны рассматривать энциклоцитный тип как более примитивный для всех двудольных в целом. В этом нас убеждают следующие факты. Многочисленные исследования по строению эпидермы низших групп высших растений показали, что здесь преобладает именно кольцевой тип расположения околоустьичных клеток. Его можно наблюдать у Цикадовых (Florin, 1933; Greguss, 1961; Бобров, 1962); у Беннеттитовых (Florin, 1933); у Хвойных — И. Н. Свешникова (1955). С другой стороны, неясность в терминологии, которая существует до сих пор, часто заставляла многих исследователей описывать актиноцитный тип как аномоцитный. Действительно, как на это обратили внимание еще Меткаф и Чок, аномоцитный тип многими авторами толкуется весьма широко.

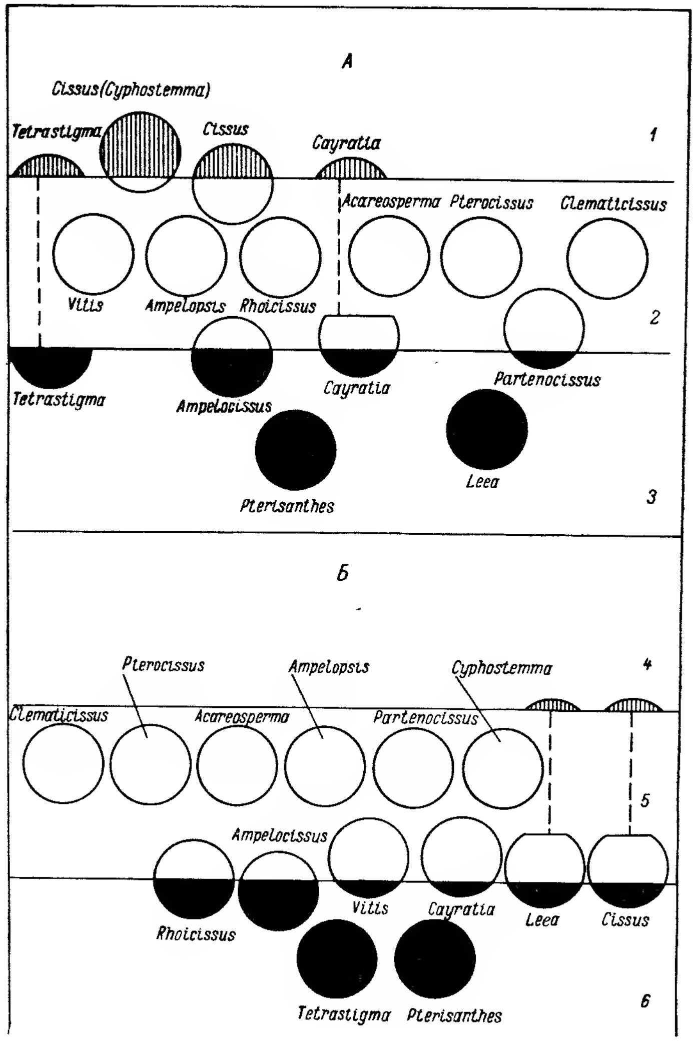


Рис. 7. Распределение типов проводящей системы черешка (*А*) и распределение типов расположения околоустьичных клеток (*Б*) по родам в сем. *Vitaceae*.

1 — дискретный тип; *2* — ложное кольцо; *3* — настоящее кольцо; *4* — аномоцитный тип; *5* — актиноцитный тип; *6* — энциклоцитный тип.

Сопоставление наших данных по распределению различных типов строения эпидермы по родам сем. *Vitaceae* с аналогичным распределением по признакам черешка (Зубкова, 1965) показывает почти полное совпадение процессов эволюции эпидермы листа и его черешка (рис. 7). Следовательно, можно предполагать, что наиболее примитивными родами по типу строения листа и черешка являются *Pterisanthes*, *Tetrastigma*, *Ampelocissus*, отчасти *Rhoicissus*. Что касается таких крупных родов, как *Cissus* и *Leea* (в полном объеме), то здесь отмечено большое разнообразие признаков строения эпидермы, что говорит о параллельной изменчивости в этих группах.

В заключение считаю приятным долгом выразить свою глубокую признательность моему руководителю проф. А. А. Яценко-Хмелевскому и проф. А. Л. Тахтаджяну за консультации и внимание, проявленное к работе.

Литература

Баранова М. А. (1962). Строение устьиц и эпидермальных клеток листа у магнолий в связи с систематикой рода *Magnolia* L. Бот. журн., 8. — Бобров А. Е. (1962). Сравнительное изучение эпидермиса и устьиц листьев семейства *Cycadaceae*. Бот. журн., 6. — Захаревич С. Ф. (1954). К методике описания эпидермиса листа. Вестн. ЛГУ, 4. — Зубкова И. Г. (1965). Строение черешка в сем. *Vitaceae* и его таксономическое значение. Бот. журн., 11. — Свешникова И. Н. (1955), К методике исследования эпидермиса и кутикул ископаемых и современных хвойных. Бот. журн., 4. — Скворцова Н. Т. (1960). Строение эпидермисов у представителей сем. *Hamamelidaceae*. Бот. журн., 5. — Штромберг А. Я. (1956). К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений. Тр. Тбилисск. н.-и. хим.-фарм. инст., VIII : 51—66. — Descoings B. (1960). Un Genre méconnu de Vitacees: Compréhension et distinction des genres «*Cissus*» L. et «*Cyphostemma*» (Planch.) Alston. Notulue systematicae, XVI, 1—2 : 113—125. — Florin R. (1933). Studien über die *Cycadales*. Des Mesoroikcems. Nebst Erörterungen. Über Die Spaltöffnungsapparate der *Bennettitales*. Kungl. Svenska Vet. Ac. Handl., 12, 5 : 4—131. — Grambast N. (1954). Sur la structure et le developpement de l'apareil stomatique dans le genre *Ficus*. Rev. gen. bot., 61 (728) : 607—631. — Greguss P. (1961). Xylotomy of *Cycadales* and the structure of the leaf epidermis. Acta biolog., now. ser., VII, 3—4 : 3—14. — Metcalf C. R. a. L. Chalk. (1950). Anatomy of the dicotyledons. I. — Vesque M. J. (1889). De l'emploi des caracteres anatomiques dans la Classification des Végétaux. Bull. Sos. Bot., 36 : 41—89.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 VII 1965).

УДК 581.3 : 582.632.

З. В. Николаева

РАЗВИТИЕ ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА, СЕМЕНИ И ПЛОДА ЯСЕНЕЙ *FRAXINUS*

С 7 рисунками

Перспективы включения ясеней и их гибридов в зеленые насаждения среднеазиатских республик и в посадки для получения ценной технической древесины, а также наличие значительного многообразия видов ясеней в ботаническом саду АН УзССР в Ташкенте обосновали целесообразность проведения работ по биологии ясеней.

«Вопросы, связанные с биологией цветения (опыления),— писал П. А. Баранов (1956), — столь различной у различных видов растений и несущей во многих случаях печать удивительного приспособления к перекрестному опылению, должны разрабатываться с участием эмбриологов, а познанные закономерности ее во многом помогут селекционной практике». Последнее имеет не малое значение при интродукционных работах с ясенями и для получения их гибридов.

В данной статье обобщены результаты исследований по развитию женского гаметофита, семени и плода 11 видов ясеней, принадлежащих к различным экологическим группам, выращенных из семян в ботаническом саду АН УзССР в Ташкенте. Семена американских и некоторых европейских ясеней были получены из ботанических садов Советского Союза и зарубежных стран, в основном из Западной Европы. Возможно, что многие из образцов, прежде чем попасть в Узбекистан, прошли в этих садах более или менее продолжительный этап интродукции, что могло наложить отпечаток на биоморфологические особенности растений, выращиваемых ныне в Ташкенте.

Систематическая принадлежность видов была проверена А. А. Абдурахмановым (1959). Им же проведено изучение некоторых особенностей биологии и перспектив интродукции ясеней в условиях Узбекистана.

По происхождению исследованные нами виды объединяются в следующие группы.

1. Североамериканская группа. В нее входят 5 видов, из которых 4 первых относятся к подсекции *Melioides* Endl., а *Fraxinus quadrangulata* Michx. относится к подсекции *Bumeloides* Endl. секции *Fraxinaster* DC.

1) *F. americana* L. ясень американский, 2) *F. pennsylvanica* Marsh. я. пенсильванский, 3) *F. toumeyi* Britt. я. туми, 4) *F. velutina* Torr. f. f. *glabra* Rehd. я. бархатный, форма голая, 5) *F. quadrangulata* Michx. я. голубой.

2. Европейская группа — 4 вида. Из них 3 первых вида списка относятся к подсекции *Bumeloides* Endl.; *F. ornus* L. относится к подсекции *Orneaster* Koehne et Lingelsh. из секции *Ornus* DC.

6) *F. excelsior* L. я. обыкновенный, 7) *F. oxycarpa* Willd. я. остроплодный, 8) *F. pallisae* Willm. я. паллиса, 9) *F. ornus* L. я. цветочный или белый.

3. Среднеазиатская группа — 2 вида, оба из подсекции *Bumeloides* Endl.

10) *F. potamophila* Herd. я. пойменный, 11) *F. syriaca* Boiss. я. сирийский.

Работа проводилась в 1961—1962 гг. Материал в зимний и ранневесенний периоды брался 2 раза в месяц; через каждые 5 дней собирали пестики в период цветения весной в 1961 г. и почти ежедневно — в период цветения в 1962 г. После цветения собирали завязи сначала через 5, а затем через 10 дней, вплоть до полной готовности (зрелости) семян в крылатках. Материал фиксировали по Карнуа. Толщина срезов 15—20 μ. Окраска по Эрлиху и обработка по Фельгену.

Для изучения динамики развития и увеличения размеров семян после достижения крылаткой нормальной величины формирующиеся семена исследовались без фиксации. Их извлекали из плодов и сразу же зарисовывали под лупой при увеличении 20.

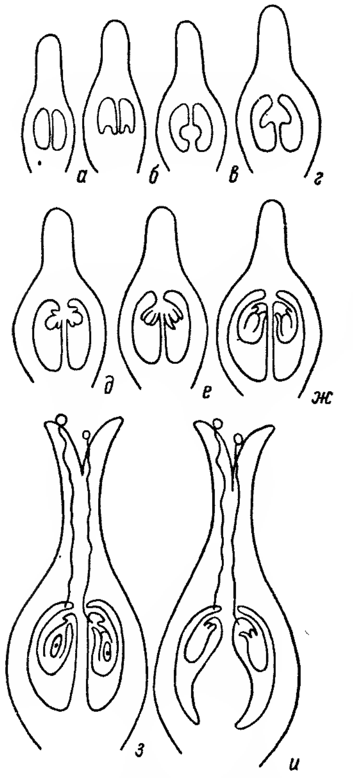


Рис. 1. Схема заложения и развития семяпочек ясеней (*а—ж*); схематизированный продольный разрез через пестик ясеней с различными типами межгнездной перегородки (*з—и*).

Ясени — перекрестноопыляемые растения. Об этом говорят как раздельнополость у одних видов, так и своеобразно выраженная протерогиния, характерная для всех исследованных видов.

Постараемся проследить, какова же связь этих явлений с эмбриологией и каковы строение и развитие женского гаметофита у ясеней.

Работ, касающихся эмбриологии ясеней, в литературе немного. Так, О. В. Вальцова (1957) подробно исследовала эмбриологию 3 видов ясеней в условиях Камышина—ясеней обыкновенного, пушистого и зеленого, из них в числе изученных нами был только ясень обыкновенный; Копеланд (Copeland, 1960) занимался эмбриологией я. бархатного.

Из более ранних работ необходимо указать на ряд статей, посвященных отдельным сторонам эмбриологии я. обыкновенного — такова работа Биллингса (Billings, 1901), в которой он пишет о наличии у этого вида одноклеточного археспория и о развитии зародышевого мешка по так называемому «нормальному типу» — ныне *Polygonum*-тип. У Шнарфа (Schnarf, 1931) мы находим указание, что для ясеней, вероятно, характерен целлюлярный тип эндосперма, а на я. обыкновенном им отмечается факт запаздывания в развитии зародышевых мешков, которые к моменту цветения еще неразвиты. Хульден (Hulden, 1941) указывает, что у я. обыкновенного от момента опыления и до оплодотворения проходит 2—3 недели и, как правило, развивается только один зародыш. И, наконец, Андерсоном (Anderson, 1931) описано оплодотворение у я. цветочного. По эмбриологии остальных из числа исследованных нами 11 видов никаких сведений в литературе не имеется.

Нами в деталях была изучена эмбриология каждого из перечисленных выше видов. Но поскольку в ходе их эмбриогенеза, включая и морфологические детали, никаких существенных различий уловить не удалось, мы приводим общую картину развития их эмбриосферы, сопровождая текст сборными таблицами рисунков.

Изучая годичный цикл развития цветочных почек ясеней в предшествующих исследованиях в Ташкенте (Николаева, 1962), мы нашли, что заложение соцветий и цветков, в том числе пестиков в женских и обоеполых цветках, у большинства исследованных нами видов происходит в осенний период года, предшествующего цветению. В зимний период идет только рост пестиков и никакой дифференциации внутри них мы не наблюдали. Только у одного из 11 исследованных нами видов, у я. цветочного, эти процессы задерживаются и заложение бугорков соцветий происходит в конце зимы, а дифференциация цветков — весной в год цветения.

Цветок у всех ясеней подпестичный, имеет один пестик, состоящий, как правило, из двух, реже из трех сросшихся плодолистиков. Пестик расчленяется на завязь, столбик и рыльце. Завязь в молодом цветке в поперечном сечении почти округлая, хотя и несколько сплюснутая; по мере роста она уплощается. Рыльце, как правило, двухлопастное, поверхность его покрыта сосочками. Завязь двухгнездная, в каждом гнезде развивается по две анатропные семяпочки, имеющие вид спускающихся вниз пальцев, но из них развивается в семя, как правило, только одна.

Анализ заложившихся осенью или весной (последнее характерно для я. цветочного) внешне морфологически сформированных пестиков показывает, что внутри завязи в течение продолжительного времени (2—3 месяца) почти никакой дифференциации не наблюдается, за исключением вычленения двух гнезд, отделенных друг от друга перегородкой (рис. 1, *а*).

С наступлением теплой погоды цветочные почки трогаются в рост. Они увеличиваются в размерах, что происходит за счет интенсивного образования новых клеток в вегетативных частях почки, роста тычинок и пыльников ко времени наступления мейозиса в материнских клетках пыльцы. Завязь также не остается в прежнем состоянии, на перегородках, разделяющих ее гнезда, закладываются семяпочки, которые вначале имеют вид прямых бугорков, состоящих из однородных меристематических клеток (рис. 1, *б*, *в*). Вследствие неравномерного роста клеток бугорков семяпочек, последние затем изгибаются и приподнимаются вверх, в связи с ростом перегородки и всего пестика (рис. 1, *г*). Когда бугорок семяпочки повернется на 90° или более, по бокам этого однородного меристематического бугорка закладывается валик будущего итегумента (рис. 1, *д*). Ко времени завершения редукционного деления в микроспороцитах, семяпочки становятся почти анатропными, висячими (рис. 1, *е*, *ж*).

В молодой семяпочке, когда она имеет вид бугорка и только частично окружена интегументом, непосредственно под эпидермисом, субэпидермально, закладывается археспориальная клетка. Как показали наши исследования, и как установил для *F. velutina* Копеланд (1960), археспориальная клетка далее сама становится материнской клеткой мегаспор, оставаясь субэпидермальной, и лишь увеличивается в размерах (рис. 2, *а*).

Как правило, у ясеней закладывается одна археспориальная клетка, но для я. американского, наряду с постоянно встречающейся одной археспориальной клеткой, нами было констатировано наличие также и двух археспориальных клеток внутри одной семяпочки, которые также непосредственно становятся материнскими клетками мегаспор (рис. 2, *б*). На подобное явление у некоторых представителей сем. масличных указывал уже Шюргофф (Schürhoff, 1926).

Зрелая семяпочка у ясеней анатропная, однопокровная, тенуинуцеллятная. Нуцеллус со всех сторон плотно окружается толстым интегументом, за исключением узкого микропиле. Семяпочки приплюснутые или даже плоские, сжатые с одной стороны перегородкой, с другой стороны стенкой завязи. Перегородки в завязях ясеней двух типов (рис. 1, *з*, *и*). У видов с обоеполыми цветками они тонкие, слегка расширяющиеся к основанию. У двудомных видов перегородки между гнездами от середины до основания сильно разросшиеся, но семяпочки остаются цилиндрическими, хотя и прижаты плотно к стенкам завязи.

Развитие женского гаметофита у всех исследованных видов происходит по единому типу (рис. 2).

Мейотическое деление в материнской клетке мегаспор происходит в период обрастания нуцеллуса интегументом. Оно завершается образованием линейной тетрады мегаспор; функционирующей является халазальная мегаспора. Наличие линейной тетрады у я. обыкновенного отмечено и О. В. Вальцовой (1957), но Копеландом у *F. velutina* была обнаружена также и Т-образная тетрада мегаспор.

Зародышевый мешок ясеней *Polygonum*-типа (рис. 2, *е—и*) с яйцевым аппаратом, представленным данной яйцеклеткой и двумя синергидами, двумя полярными ядрами и тремя антиподами (рис. 2, *и*). У я. остроплодного в зародышевом мешке, кроме нормальных двух, в одном случае было обнаружено также наличие трех полярных ядер (рис. 2, *м*). Причина этого осталась для нас неясной. Строение яйцевого аппарата типичное. Антиподы эфемерны. Они отмирают рано и наличие их в зародышевых мешках нам приходилось наблюдать очень редко (рис. 2, *и*).

Все четыре семяпочки, находящиеся по две внутри каждого из двух гнезд завязи у ясеней, развиваются почти синхронно, причем до стадии готового зародышевого мешка никаких случаев их дегенерации нами обнаружено не было.

Опыление, оплодотворение и развитие зародыша

Наблюдения показали, что рыльца пестиков у ясеней становятся восприимчивыми раньше, чем созревают пыльники и из них начнет высыпаться пыльца. Готовность рылец к восприятию выражается в раздвигании лопастей рылец и в их увлажнении. Пыльцевые зерна, попав на зрелое рыльце, прорастают, образуя пыльцевые трубки, которые растут по проводниковой ткани столбика, раздвигая клетки, а затем по ткани межгнездной перегородки завязи, из которой выходят в полость гнезд завязи вблизи микропиле. Спермиями из этих пыльцевых трубок и обеспечивается оплодотворение.

Некоторое количество пыльцевых трубок входит в полость завязи с обратной стороны семяпочки, так что пыльцевые трубки оказываются над ножкой семяпочки, со стороны, противоположной микропиле. На наших препаратах мы часто наблюдали довольно большие скопления концов таких пыльцевых трубок, висящих над семяпочками со стороны плотно защищенной толстым интегументом и не способных достигнуть микропиле (рис. 3, *а*). Препаратов с вхождением пыльцевых трубок в семяпочку через микропиле (рис. 3, *б*) нам удалось получить немного, но, с другой стороны, не было констатировано ни одного случая проникновения спермиев в зародышевый мешок каким-либо иным путем.

Пыльцевые трубки входят через микропиле в полость зародышевого мешка, причем в ряде случаев (ясень американский, я. паллиса, я. остроплодный) они изливают свое содержимое внутрь него, оставляя синергиды неповрежденными.

У большинства видов полярные ядра сливаются перед оплодотворением, образуя вторичное ядро зародышевого мешка, но проследить этот процесс для всех видов нам не удалось.

Вслед за двойным оплодотворением в первую очередь к делению приступает оплодотворенное центральное ядро (рис. 3, *в*), в результате чего образуются две первые клетки эндосперма (рис. 3, *г*) и последующее его развитие идет по целлюлярному типу (рис. 3, *д*).

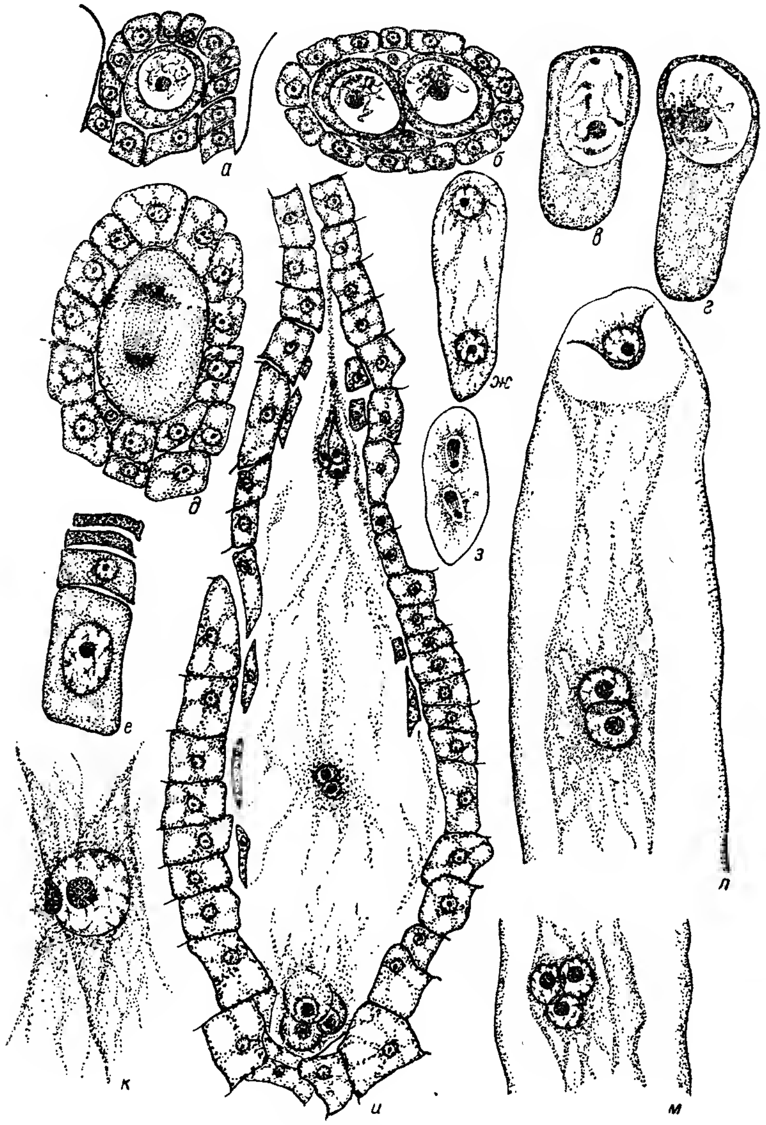


Рис. 2. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у ясеней.

а — мегаспороцит в профазе ясеня паллиса (увел. 630); *б* — два мегаспороцита в стадии синапсиса в одной семяпочке я. американского (увел. 800); *в* — мегаспороцит я. остроплодного (увел. 900); *г* — синапсис в мегаспороците я. пойменного (увел. 900); *д*— телофаза в мегаспороците я. пойменного (увел. 700); *е* — тетрада мегаспор я. паллиса (увел. 630); *ж—з* — двуядерный и четырехъядерный зародышевые мешки у я. обыкновенного (увел. 630); *и* — зародышевый мешок я. паллиса (увел. 600); *к* — контакт вторичного ядра зародышевого мешка со спермием у я. обыкновенного (увел. 900); *л—м* — зародышевые мешки с двумя и тремя полярными ядрами у я. остроплодного (увел. 630).

В начальный период развития эндосперма зигота, по-видимому, не делится, а если и делится, то чрезвычайно медленно, поскольку нам удалось только через 3—4 недели после оплодотворения наблюдать под защитой ткани эндосперма лишь шаровидный зародыш, висевший на недлинном подвеске (рис. 3, *д*). Через некоторое время (примерно еще через 7—10 дней) зародыш становится сердцевидным, закладываются семядоли. Далее развитие его продолжается вплоть до полного созревания крылаток, которое завершается в конце 3—4-го месяца после цветения ясеней.

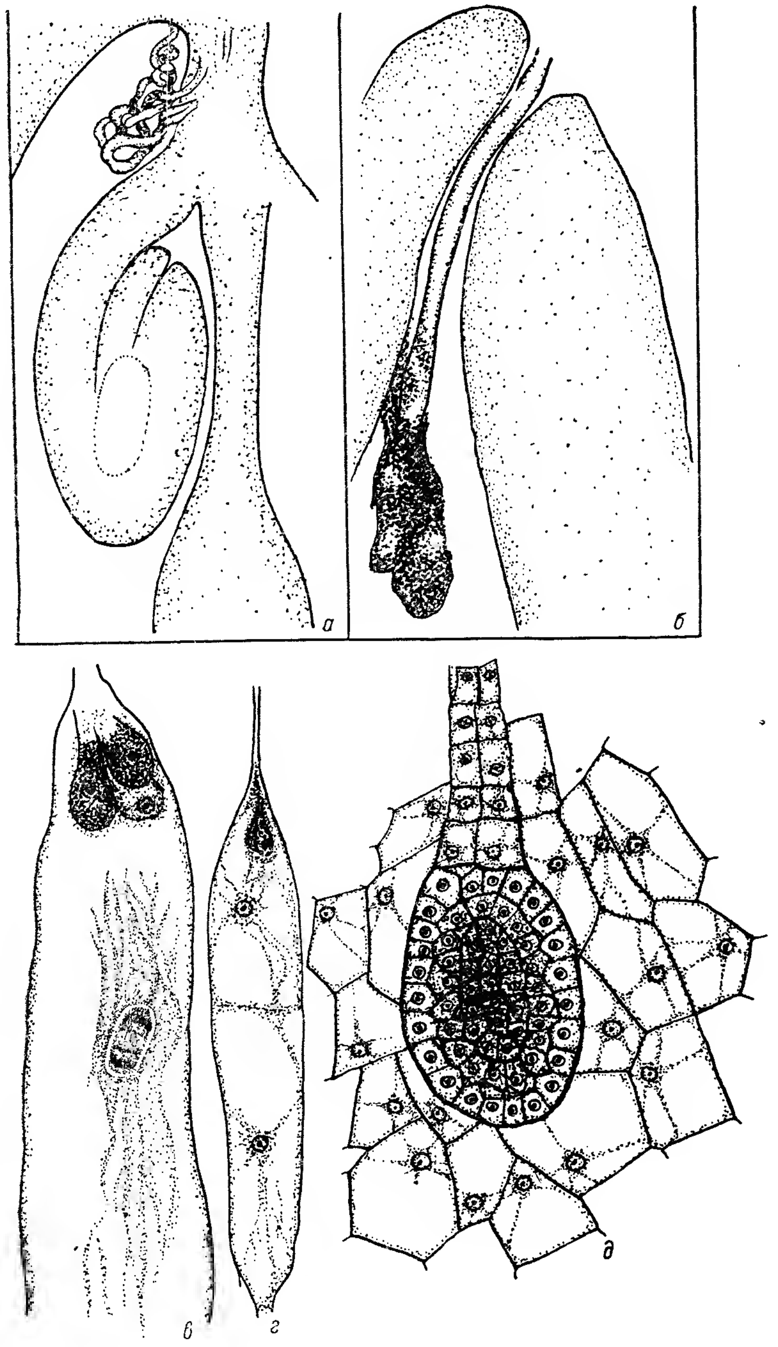


Рис. 3. Оплодотворение и начальные явления развития эндосперма у ясеней.

а — скопление пыльцевых трубок над семяножкой со стороны противоположной микропиле у ясеня туми; *б* — вхождение пыльцевой трубки в семяпочку через микропиле у я. американского; *в* — первое деление ядра эндосперма у я. американского (увел. 630); *г* — две первые клетки эндосперма у я. пенсильванского (увел. 600); *д* — шаровидный зародыш я. обыкновенного (увел. 630).

Сопоставление фаз развития семяпочек и зародышевых мешков исследованных ясеней с фазами развития мужской генеративной сферы позволяет установить, что в тот момент, когда в пыльниках находится археспориальная ткань, внутри завязи только еще намечается вычленение гнезд завязи (рис. 4, *а*). С началом мейоза в материнских клетках пыльцы в завязи закладываются и начинают рост бугорки семяпочек. Ко времени завершения редукционного деления в микроспороцитах семяпочки оформляются и становятся почти висячими, хотя еще и не вполне анатропными. В это время в семяпочках закладываются археспориальные клетки (рис. 4, *г*). В то время как в пыльниках отмечена уже готовая пыльца, в семяпочках вплоть до цветения идет развитие археспориальной клетки, ее превращения в мегаспороцит. Наличие мегаспороцитов в семяпочках констатировали мы и при вхождении пыльцевых трубок в полости гнезд завязи.

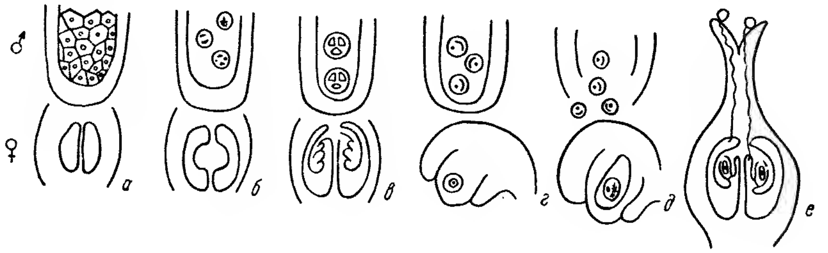


Рис. 4. Сопоставление состояний мужской и женской генеративной сферы в обоеполых цветках ясеней.

а—е — последовательные фазы развития генеративной сферы.

Следовательно, между проникновением пыльцевых трубок к семяпочкам и возможностью осуществления оплодотворения проходит значительный срок.

По окончании цветения, рыльца, а затем и столбики постепенно засыхают и опадают. А пыльцевые трубки, войдя к этому времени в гнездо завязи, «ждут» сформирования и созревания зародышевого мешка. От момента опыления и до оплодотворения у ясеней, как мы уже говорили, проходит 2—3 недели, что не может не влиять в дальнейшем на оплодотворение и завязываемость плодов. Наличие этого своеобразного разрыва по времени между опылением и оплодотворением является важным аргументом для доказательства примитивности рода *Fraxinus*, о чем Н. И. Кузнецов писал еще в 1914 г.: «Продолжительный срок между опылением и оплодотворением и разница между скоростью развития семяпочки и пыльцы, составляющие отличительные черты однопокровных или сережкоцветных растений, отмечается некоторыми систематиками в качестве свойства, свидетельствующего о филогенетической близости указанных растений к архегониатам, и подтверждающего, таким образом, их примитивность в сравнении с многопокровными и высшими цветковыми».

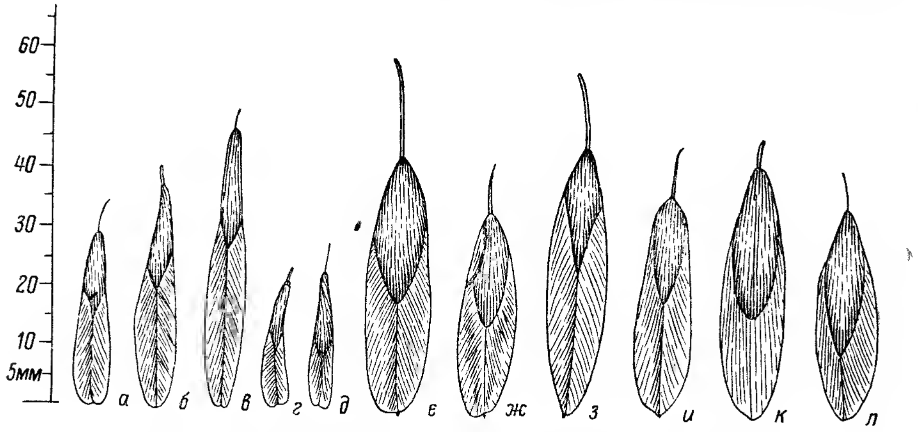


Рис. 5. Плоды-крылатки ясеней в натуральную величину.

а — ясень белый, *б* — я. американский, *в* — я. пенсильванский, *г* — я. туми, *д* — я. бархатный ф. голая, *е* — я. обыкновенный, *ж* — я. остроплодный, *з* — я. паллиса, *и* — я. пойменный, *к* — я. голубой, *л* — я. сирийский.

Копеландом (1960) отмечается для *F. velutina*, что крылатки у этого вида растут до своей нормальной величины в течение почти полутора месяцев, до конца мая, а семена остаются у них несозревшими вплоть до осени. Примерно то же для исследуемых ясеней отмечаем и мы для наших ташкентских условий. Крылатки характерной для каждого данного вида величины достигают рано, обычно уже в мае месяце, хотя семена в них в это время еще только начинают завязываться.

Из 4 семяпочек, находящихся внутри завязи у ясеней, как правило, в семя развивается только одно, а три остальных желтеют и засыхают. Очень редко нам удавалось отмечать наличие в крылатке двух и трех развитых семян. Подобные факты отмечены Вальцовой (1957) для трех исследованных ею ясеней, Копеландом (1960) — для ясеня бархатного.

Для сравнения размеров зрелых крылаток приводим рис. 5, на котором плоды изображены в их натуральную величину (см. также таблицу). Наиболее крупными крылатками обладают я. обыкновенный, я. паллиса и я. пенсильванский и наиболее мелкими — я. туми. Наблюдая за ростом семяпочек в течение лета 1962 г. (для этой цели сравнивались размеры семяпочек «на данную дату» после достижения наиболее медленно развивающимися из них более или менее ощутимой величины), мы можем отметить (рис. 6, таблица), что раньше всех завязываются и развиваются в Ташкенте семена у я. обыкновенного, но наиболее крупные семяпочки после достижения ими нормальной величины отмечены для я. голубого. Наиболее мелкими семяпочками, а также семенами, обладает я. туми.

Темпы роста и длина семян ясеней в период их созревания в мм (данные 1962 г.), размеры семян по датам наблюдений (среднее из 10)

Вид	Дата цветения	10 V	21 V	1 VI	12 VI	22 VI	2 VII	2 VIII	2 IX, зрелые семена
Ясень белый	4 IV	1.0	2.75	4.4	6.5	8.2	12.0	12.0	11.0
Я. американский . .	19 III	2.6	6.25	6.5	7.85	17.0	Зрелые семена		
Я. пенсильванский	19 III	1.6	4.0	6.25	7.65	15.0	Зрелые семена		
Я. туми	22 III	0.35	0.4	0.35	0.5	0.6	1.0	5.0	7.0
Я. бархатный, ф. голая	22 III	0.45	0.8	0.65	1.0	1.0	1.3	7.0	9.0
Я. обыкновенный	1 III	5.0	7.8	8.5	10.8	17.0	Зрелые семена		
Я. остроплодный . .	3 III	2.5	2.3	12.25	11.7	17.0	19.0	Зрелые семена	
Я. паллиса	1 III	1.6	5.5	8.9	10.15	18.0	Зрелые семена		
Я. сирийский . . .	1 III	0.6	0.8	1.5	1.0	1.0	2.1	8.0	12.0
Я. голубой	19 III	—	—	—	—	—	—	—	21.0
Я. пойменный . . .	3 III	1.0	1.3	1.15	1.7	3.3	8.0	10.0	12.0

Примечание. В связи с очень малым количеством семяя, у ясеня голубого измерения производили один раз (только зрелые семена).

К моменту достижения семенами нормальной величины у группы видов, обладающих обоеполыми цветками, перегородка становится очень тонкой, пленчатой, а семя или семена (последнее бывает редко) заполняют оба гнезда завязи. У другой же группы видов, обладающих двудомностью, для которой мы отмечали наличие довольно сильно утолщенной от середины к основанию перегородки, последняя сохраняется почти в том же виде, а семена, имеющие вид длинных, округлых в сечении и суживающихся к концам цилиндриков, прижаты к стенкам плода (рис. 7). Семена у ясеней первой же группы почти плоские, несколько эллипсовидные с вытянутыми концами (рис. 7).

Наблюдая за развитием ясеней в Ташкенте в течение трех лет, мы, так же как и Вельден (Whelden, 1936) и Вальцова (1957), отмечаем, что ясени плодоносят ежегодно, но при различном обилии плодоношения. В последнем наблюдается известная периодичность, так как обильные по плодоношению годы чередуются с менее урожайными, но во всех случаях завязываемость плодов и урожай зависят от погодных условий весны, что и следует учитывать. В связи со сказанным, несмотря на огромные количества плодов, которое мы наблюдаем в отдельные годы на ясенях, далеко не все плоды могут быть полноценными, поскольку в некоторых крылатках, имеющих нормальную величину и облик, не было обнаружено ни одного развитого семени и нередки даже случаи отмирания всех четырех семяпочек. Вероятно этим и объясняется пониженный процент прорастания семян у ясеней, который отмечался в практической работе.

Какова же причина отмирания семяпочек? Некоторые соображения по этому поводу мы встречаем у Вальцовой, проводившей, как уже указывалось, свои работы в условиях Камышина, где, как отмечает автор, в отдельные годы ею было обнаружено много отклонений от нормы на различных стадиях развития семяпочек, что и приводило к резкому снижению количества полноценных плодов.

У нас, как мы уже говорили, особых отклонений в развитии женского гаметофита отмечено не было, однако из четырех семяпочек почти всегда три не развивались. Нам кажется, что причин дегенерации семяпочек на поздних стадиях развития, а именно на стадии уже готовых зародышевых мешков, может быть несколько; две из них, это — слишком большой разрыв между опылением и оплодотворением (в 2—3 недели) и недостаточное количество пыльцевых трубок, проникающих в зародышевый мешок через микропиле. Что касается тех скоплений пыльцевых трубок, о которых мы говорили выше, и которые проникают в гнезда завязей над ножкой семяпочек со стороны противоположной микропиле (рис. 3, *а*), то ни одна из них в микропиле не входит. В микропиле входят лишь пыльцевые трубки, проникающие в полость завязи по перегородке и выходящие из нее со стороны микропиле, а таких трубок сравнительно немного. В связи со сказанным мы более склонны связать дегенерацию семяпочек с последней причиной.

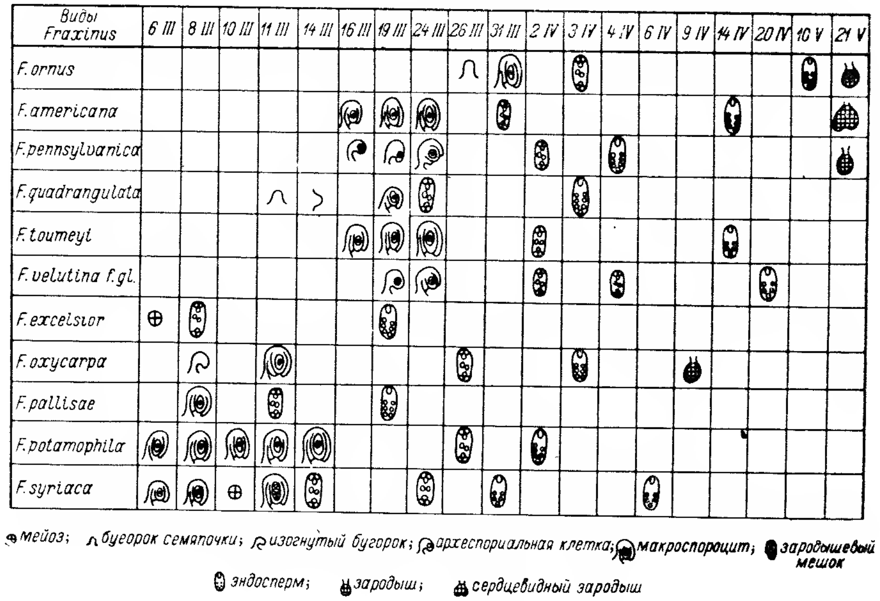


Рис. 6. Микрофенология женского гаметофита различных видов.

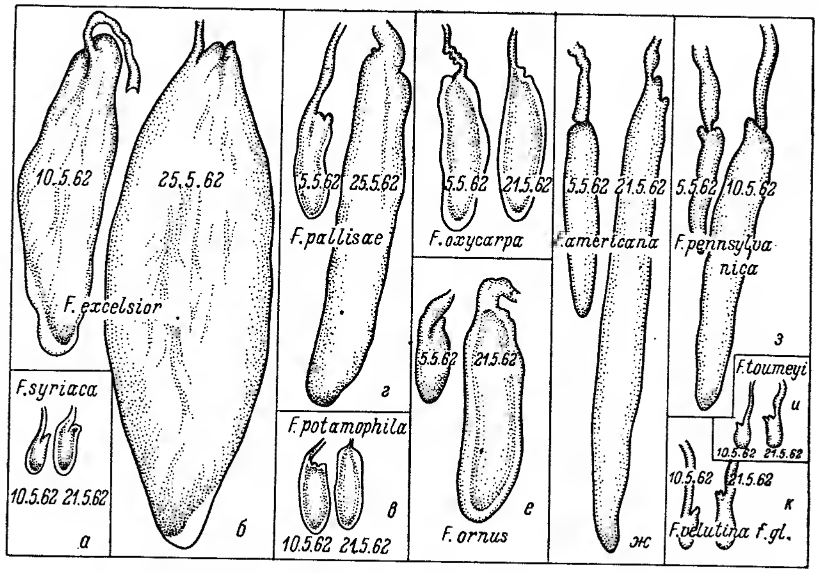


Рис. 7. Форма и сравнительные размеры семян у ясеней (увел. 12).

На основании установленных фактов отметим, что: 1) почти у всех исследованных видов, за исключением я. цветочного, в осенне-зимний период в морфологически сформировавшихся пестиках почти никакой дифференциации не наблюдается; пестики у ясеня цветочного оформляются только весной; 2) дифференциация собственно генеративной мужской и женской сфер у ясеней происходит разновременно и развитие мужских элементов значительно опережает развитие женских элементов — а) заложение бугорков семяпочек совпадает по времени с началом мейоза в материнских клетках пыльцы; б) в момент, когда в пыльниках находится готовая пыльца и рыльца пестиков готовы к опылению, в семяпочках еще только оформились материнские клетки мегаспор; в) от опыления до оплодотворения проходит 2—3 недели; 3) археспориальная клетка в бугорке семяпочки закладывается под эпидермисом и она же становится материнской клеткой мегаспор; 4) редукционное деление приводит к образованию, как правило, линейной тетрады мегаспор, причем функционирующей мегаспорой является халазальная; 5) зрелая семяпочка анатропная, тенуинуцеллятная, однопокровная с толстым интегументом; 6) зародышевый мешок — *Polygonum*-типа; антиподы — эфемерны; 7) пыльцевые трубки растут по ткани столбика, переходя в перегородку завязи; 8) пыльцевые трубки входят в зародышевый мешок через микропиле, у ряда видов (я. американского, я. паллиса, я. остроплодного) не повреждая синергид; 9) эндосперм целлюлярный; 10) шаровидные зародыши отмечены только через 3—4 недели после оплодотворения; 11) из четырех семяпочек, имеющихся в завязи, как правило, в семя развивается только одна; 12) крылатки достигают нормальной величины в мае, а семена и плоды созревают только к осени; 13) причиной отмирания семяпочек на поздних стадиях развития, по нашему мнению, может быть — слишком большой разрыв между опылением и оплодотворением и недостаточное количество пыльцевых трубок, проникающих в зародышевый мешок через микропиле; последнее из них, по-видимому, наиболее вероятно; 14) для ясеней отмечена периодичность обильного плодоношения и дополнительная зависимость плодоношения от погодных условий весны (почки с соцветиями раноцветущих видов часто повреждаются весенними заморозками).

Литература

Абдурахманов А. А. (1959). Представители рода *Fraxinus* L. в условиях Узбекистана. Канд. диссерт., Ташкент. — Баранов П. А. (1956). О предмете, методах и задачах эмбриологии растений. В сб.: Проблемы современной эмбриологии. — Вальцова О. В. (1957). Биология цветения и эмбриология некоторых видов ясеня. Автореферат. — Кузнецов Н. И. (1914). Введение в систематику цветковых растений. — Николаева З. В. (1962). Годичный цикл развития цветочных почек ясеней. Научные труды Ташкентск. гос. унив., 204, сер. биология. — Anderson A. (1931). Studies über die Embryologie der Familien *Celastraceae*, *Oleaceae* und *Apocynaceae*. Acta universitetis Lund, 27, 1. — Billings F. H. (1901). Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 88. — Copeland H. F. (1960). The reproductive structures of *Fraxinus velutina* (*Oleaceae*). — Hulden E. (1941). Studien über *Fraxinus excelsior* L. Acta Bot. Fenn., 28. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie. — Schürhoff P. N. (1926). Die Cytologie der Blütenpflanzen. — Whelden C. M. (1936). Studien in the genus *Fraxinus*. Journ. the Arnold Arboretum, Jamaica Plain, 15, 2.

Ташкентский государственный
университет.

(Получено 15 V 1965).

УДК 632.4 : 582.632.1

Г. Ю. Денбновецкий

О ДОТИХИЦЕВОМ НЕКРОЗЕ ТОПОЛЕЙ И ЕГО ВОЗБУДИТЕЛЕ

Как в отечественной, так и в иностранной литературе мы часто встречаем сведения о большом вреде, который приносит гриб *Dothichiza populea* Sacc. et Briard., вызывая некроз коры ветвей и стволов разных видов тополей. В связи с широким внедрением тополей в лесные культуры и зеленые посадки все чаще приходится встречаться с некрозными заболеваниями тополя, вызываемыми этим грибом.

Сведения о морфологии и биологии возбудителя указанного патологического процесса в отечественной литературе почти отсутствуют. В связи с этим считаем полезным в данной статье привести некоторые данные, полученные нами при изучении этой опасной болезни тополя.

Обследование тополевых посадок, проведенное в Брянской, Орловской, Курской, Белгородской, Сумской и Черниговской областях в период с 1962 по 1964 г., показало, что изучаемая болезнь тополя встречается часто и приносит значительный ущерб лесному и озеленительному хозяйству этих областей.

Пораженные дотихицей тополя отличаются изреженной кроной, наличием в ней сухих ветвей. Стволы и скелетные сучья больных тополей хорошо заметны по наличию продолговатых некрозных ран, вытянутых вдоль ствола или ветви.

Спороношения гриба образуются на отмершей коре. Пикниды гриба крупные, 2—4 мм в диаметре, шаровидные, несколько приплюснутые, без оформленных камер, но часто с недоразвитыми перегородками, выступающими как со дна, так и с боковых стенок пикнид. Раскрываются они чашевидно, реже неправильно, и выбрасывают массу спор в виде светло-оливковых тяжей в сухую погоду, и в виде коричневатых расплывающихся капелек во влажную погоду.

Пикноспоры одноклетные, бесцветные, яйцевидные или овальные, с толстой оболочкой размером 10—13×6—9 μ. Развиваются они на коротких, тонких, неразветвленных спороносцах 10—15×3 μ. Спороносцы слабо заметны и мы их ранее не обнаруживали (Денбновецкий, 1964 г.).

При выращивании гриба в чистой культуре на агаризованном пивном сусле были получены два штамма. Один штамм характеризовался преимущественно воздушным, белым, пышным, до 2—3 мм высотой, медленно растущим мицелием, другой — грязно-желтым цветом, более быстрым ростом и типичными для него концентрическими кругами 3—4 мм шириной, особенно хорошо заметными с обратной стороны чашки Петри и представляющими собой скопления темно-оливковых и бесцветных гиф. Мицелий второго штамма был более рыхлый и более погруженный, нежели первого.

На 10—11-й день на грибнице начали образовываться мелкие клубочки мицелия — пикниды, размером 80—100 μ, в которых на 24—25-й день были обнаружены в небольшом количестве споры гриба *Dothichiza populea*.

В микологической литературе принято считать, что *Dothichiza populea* является несовершенной стадией дискомицета *Cenangium populneum* (Pers.) Rehm. Впервые к такому выводу пришел Воглино (по Хуббесу, 1959 г.) в 1910 г. В последующем ни Клебан (1933 г.), ни Влотен (1938 г.) не смогли найти подтверждения предположению Воглино.

Исследуя формы спороношений гриба *Dothichiza populea*, немецкий исследователь Бутин (1957 г.) получил доказательство того, что для указанного гриба характерна сумчатая стадия *Cryptodiaporthe populea* (Sacc.) Butin.

При обследовании тополей, пораженных дотихицей, в учлесхозе «Лес на Ворскле» Белгородской области в 1964 г. нам удалось обнаружить на отмерших ветвях тополя берлинского вместе с пикнидами дотихицы перитеции гриба, который был определен как *Cryptodiaporthe populea*. В этом же году на усохшем тополе черном в Мринском лесхозе Черниговской области совместно с пикнидами дотихицы обнаружены апотеции гриба *Cenangium populneum*. Это заставило нас проверить родственные связи между дотихицей и указанными выше сумчатыми грибами.

В июле 1964 г. были заложены опыты по проращиванию сумкоспор этих грибов на агаризованном пивном сусле.

Гриб *Cryptodiaporthe populea* образовал колонию, типичную для дотихицы. Через месяц в некоторых колониях этого гриба образовались скученные комочки мицелия, напоминающие по форме столбики, высотой 4—5 мм, состоящие из плотно сплетенных гиф гриба. Просматривая под микроскопом микротомные срезы одного из этих столбиков, удалось обнаружить округлые споровместилища величиной 350—400 μ. По внутренней конфигурации споровместилища, по внешнему виду и размерам спороносцев и пикноспор гриб был определен как *Dothichiza populea* (спороносцы имели размеры 20—30×2—2.5 μ, пикноспоры — 10.2—14.5×8.5—10 μ).

Грибница, выращенная из спор гриба *Cenangium populneum*, и образовавшиеся на ней пикниды не имели ничего общего с дотихицей.

Изучение патогенной способности дотихицы путем искусственного заражения тополей чистой культурой гриба показало, что он способен вызывать некроз коры разных видов тополей. Особенно восприимчивыми к заболеванию оказались тополи берлинский и черный пирамидальный.

В заключение отметим как общий вывод из нашей работы, что гриб *Dothichiza populea* Sacc. et Briard. является несовершенной стадией пиреномицета *Cryptodiaporthe populea* (Sacc.) Butin, а не дискомицета *Cenangium populneum* (Pers.) Rehm., как считалось ранее. Гриб широко распространен в посадках тополя и приносит значительный ущерб, вызывая некроз коры ветвей и стволов.

Литература

Денбновецкий Г. Ю. (1964). Ценангиевый рак тополей. В сб.: Доклады аспирантов на научно-технической конференции по результатам исследовательских работ за 1963 год. Брянск. — Butin H. (1959). Über die Hauptfruchtform von *Dothichiza populea* Sacc. et Briard. Nachrichtenblatt des Deutsches Pflanzenschutzdienstes, IX.— Hubbes M. Untersuchungen über *Dothichiza populea* Sacc. et Briard, den Erreger des Rindenbrandes der Pappel. Phytopathol. Ztschr., 35, 1 : 58—96. — Klebahn H. (1933). Über Bau und Konidienbildung bei einigen stromatischen Sphaeropsideen. Phytopathol. Ztschr., 6 (3) : 229—304. — Van Vloten H. (1938). Die ziekte van populieren veroorzakt door *Dothichiza populea* Sacc. et Briard. Jaarbook der Nederlandische Dendrologische Veroeniging, 10 : 72—75.

Брянский технологический
институт.

(Получено 28 VI 1965).

ТОМ 51 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1966, № 2

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 58.9.004.13 : 581.526.45

В. Н. Макаревич

ГОЛЛАНДСКИЕ МЕТОДЫ УЧЕТА ОБИЛИЯ ВИДОВ ПО ДЕ ФРИСУ В СРАВНЕНИИ С ДРУГИМИ МЕТОДАМИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ УЧАСТИЯ ВИДОВ В ЛУГОВЫХ ТРАВОСТОЯХ

С 2 рисунками

Фитоценотическая роль тех или иных видов в луговом фитоценозе очень разнообразна и зависит от многих факторов. Она обусловливается: во-первых, морфологическими и эколого-биологическими особенностями самих сообитателей и характером их размножения, а следовательно и сложившимися между компонентами ценоза взаимоотношениями; во-вторых, определенными почвенно-климатическими условиями формирующими ценоз; и, в-третьих, мерами воздействия и способами использования луговых угодий.

Очень интересные работы, касающиеся оценок участия различных видов в луговых травостоях, проводятся в Голландии Де Фрисом и его сотрудниками (Vries, 1937а, 1937б, 1938; Vries, Barbeta a. Hamming, 1954; Vries a. Boer, 1959; Vries a. Hoogers, 1959; Sonneveld, Kruijne a. Vries, 1959; см. также Работнов, 1962).

Луга разного качества, как сенокосного, так и пастбищного использования, занимают в Голландии около 60% всей площади. Перед геоботаниками этой страны была поставлена задача провести инвентаризацию всех луговых угодий с одновременным указанием необходимых мер для повышения их продуктивности. Обследованию подлежали 1647 старых, долговременных луговых участков, охватывающих все основные типы луговых ассоциаций Голландии. Кроме подробного учета растительного состава, на всех участках параллельно выявлялись условия существования растений: по характеру использования лугов, их увлажняемости, типу почв, химическому их анализу, кислотности, обеспечению доступными фосфором и калием и т. п. (Sonneveld, Kruijne a. Vries, 1959; Vries a. Boer, 1959).

В результате сведения и обработки колоссального материала применительно к Голландии был обоснован метод приближенного определения условий произрастания по растительности (Vries a. Boer, 1959; Работнов, 1962). Для этого при анализе травостоя тех или иных типов луговых угодий устанавливалась относительная средняя встречаемость основных видов в зависимости от условий местообитания и характера использования. В итоге составлены специальные таблицы-стандарты для 69 основных луговых растений Голландии с указанием их относительной встречаемости, порядка доминирования и веса в процентах для каждой градации условий существования.

Пользуясь этими таблицами, можно по растительному покрову установить без больших затруднений тип луга по хозяйственному использованию и по его эдафическим условиям. Кроме того, с помощью таких таблиц легко к конкретным луговым типам подобрать и наиболее совершенные меры для их улучшения и рационального использования. У нас вопросами определения по растительному покрову условий местообитания занимались главным образом И. В. Ларин (1926, 1952, 1953, 1956 и 1963) и Л. Г. Раменский (1938, 1953, 1956).

Обилие отдельных видов в травостоях луговых сообществ Голландии учитывается двумя методами: во-первых, путем анализа сухого веса (урожайности); и, во-вторых, определением встречаемости. Вместе эти два метода дают представление о продуктивности лугов.

Анализ сухого вещества необходим: 1) для определения влияния тех или иных культурных мероприятий на состав травостоя (внесение удобрений, подсев, различные способы использования и т. п.); 2) для выяснения наиболее благоприятного времени скашивания с целью получения максимальной массы при высокой качественности сена; 3) для выявления участия тех или иных видов в общем весе сена по месяцам и из года в год (Vries a. Boer, 1959).

Для этого в настоящее время при весовом анализе травостоя голландцы используют очень маленькие площадки размером в 25 см^2 и реже в 100 см^2 (Vries, 1937а, 1937б, 1938). Площадки такого размера равномерно распределяются по территории изучаемого луга в пределах одной ассоциации на специально выбранных и наиболее характерных для данного типа ассоциации участках с учетом особенностей местообитания. Закладка пробных площадок производится через определенное, заранее намеченное количество шагов (каждый раз против носка туфли). Размещаются площадки на одинаково отдаленных друг от друга диагональных линиях, параллельных одна другой (рис. 1). Если на лугу травостой высокорослый, то Де Фрис рекомендует срезать горсти травы, что приблизительно и равняется площадке размером в 25 см^2. Если травостой низкорослый, то специальным буром берется вырезка дернины площадью в 25 см^2. Срезанный травостой складывается в бумажные пакеты и затем уже в лаборатории ведется разборка суммарного снопа по видам. После высушивания определяется воздушно-сухой вес побегов каждого вида. Повторность взятия таких небольших проб очень высокая, и это особенно ценно в этом методе. В высокорослом травостое при сенокосном использовании луга Де Фрис рекомендует брать по 100 проб (или горстей), реже по 50 (Vries a. Boer, 1959), а на низкорослых травостоях пастбищ до 160 проб.

В площадки размером в 25 см^2 почти не попадают наиболее редкие в травостое виды, но зато, и это Де Фрис (1938) считает особенно важным, главное внимание уделяется видам, ценным в агрокультурном отношении, т. е. видам, имеющим высокие кормовые достоинства. В результате такого учета выявляются виды, наиболее часто встречающиеся, а они то и имеют значение при решении вопроса о потенциальной продуктивности травостоев. Надо иметь в виду, что луга Голландии в своем подавляющем большинстве случаев — в высшей степени окультуренные луга и в их травостоях обычно доминируют ценные в кормовом отношении виды трав. Но бывает и так, что один из таких ценных видов начинает уменьшать свою продуктивность при тех или иных неблагоприятных условиях, однако это не мешает ему оставаться потенциально важным. Дело ученых изменить условия его существования в желательную сторону (Vries, 1937а).

Метод весового анализа, рекомендуемый Де Фрисом, не дает абсолютных данных о весе каждого вида на единицу площади, а, как это отмечает и Т. А. Работнов (1962), лишь относительные данные об участии видов в травостое по весу. Но обычно всегда одновременно учитывается урожай сена со всей площади луга. Поэтому произвести нужный пересчет для получения абсолютных показателей по массе каждого вида не представляет большой трудности.

Голландский метод анализа сухого веса травостоя гораздо более точен, чем принятый у нас метод определения массы травостоя с квадратов размерами от 1/4 до 1 м^2, которых мы берем явно недостаточное количество (обычно по 4 со 100 м^2 учетной площади). Наши данные, полученные на таком количестве площадок, нельзя с достаточной достоверностью переносить на все сообщество, что обычно делается. Для этого нужно или увеличить повторность, или увеличить размер площадок, что одинаково трудно, учитывая последующую разборку срезанного травостоя по видам.

Только что описанный метод весового анализа в Голландии сочетается с обычным методом определения встречаемости видов по Раункиеру (Raunkiaer, 1909, 1918; Ильинский, 1925).

Де Фрисом и его сотрудниками была проведена большая предварительная работа по сопоставлению трех методов (определение веса, количества побегов и встречаемости) при изучении сезонной и погодичной динамики луговой растительности. Ими установлено, что именно встречаемость видов как наиболее стабильный показатель, лучше всего характеризует потенциальную продуктивность травостоев (Vries, 1938).

Учет встречаемости видов голландцами ведется на небольших площадках размером в 25—100 см^2, т. е. на тех же, с которых срезается травостой для весового анализа. Повторность 100-кратная или 160-кратная. Такая большая повторность дает возможность определять среднюю встречаемость видов для каждой градации условий существования. Это делается по формуле: $\Sigma F/n$ (где Σ — знак суммирования, F — встречаемость какого-либо вида, n — число описаний). Затем устанавливается общая средняя встречаемость каждого конкретного вида для всей территории Голландии. И, наконец, для получения относительной средней встречаемости видов для отдельных градаций условий существования надо среднюю встречаемость для определенной градации условий существования выразить в процентах от средней общей встречаемости (Sonneveld и др., 1956). Это проделано, как уже отмечалось, для 69 основных луговых растений Голландии, для которых составлены специальные таблицы-стандарты.

Недостатком определения встречаемости видов на маленьких площадках при больших плюсах этого метода (большая повторность и возможность статистической обработки материала с высокой степенью достоверности) является не полный учет всего видового состава, населяющего изучаемое сообщество. Насколько велико влияние этого недостатка — нам пока неизвестно. Можно предполагать, что при такой большой повторности взятия образцов, учету не подлежат лишь очень редкие виды, не играющие особой роли в травостое. Голландские исследователи заинтересованы в учете преимущественно обильных и ценных в кормовом отношении трав и в установлении их потенциальной продуктивности.

Де Фрис (1937а, 1937б, 1938) при определении встречаемости видов перед срезанием травостоя предложил в каждой учетной площадке, помимо отметки присутствия того или иного вида, указывать порядок его доминирования. Для этого в каждой площадке выделяется по три вида, занимающих в ней ведущее положение по массе с указанием их места: первого, второго или третьего. Де Фрис назвал такой учет методом порядка или ранга.

На основании этого метода устанавливается порядок доминирования видов для определенной территории — Dt. Для этой цели Де Фрис рекомендует следующую формулу: $Dt=DF/PF$. 100 (где DF — частота доминирования, а PF — частота встречаемости этого вида), т. е. количество проб, в которых вид доминирует, делится на количество проб, где он встречен. По полученному соотношению можно судить о порядке или тенденции доминирования вида в травостое в зависимости от определенных факторов. Таким образом, Де Фрис различает обычно принятую встречаемость видов в процентах и встречаемость доминирования.

Метод порядка или ранга, полученный в результате комбинирования двух методов (определения встречаемости и весового анализа), предоставляет в конечном итоге данные, информирующие о структуре луговых сообществ. На основании этого метода Де Фрис (1937б) предложил для всех видов каждого изученного сообщества завести специальные учетные карточки. На последние наносится кружками встречаемость каждого вида на конкретной территории с указанием тенденции или порядка его доминирования в травостое (рис. 1, Браун, 1957 : 55). При этом кружок, закрашенный сплошной краской, показывает, что вид занимает в травостое по массе, а следовательно и по доминированию, первое место; кружок, закрашенный наполовину, — второе; на четверть — третье; и, наконец, пустой кружок — вид просто присутствует.

С помощью таких карточек, представляющих собою графическое изображение распределения отдельных видов, можно судить о характере их распространения по всей исследованной площади лугов и выявить особенности их распределения внутри отдельных типов луговых сообществ в зависимости от тех или иных факторов среды. При большой исследованной территории карточки помогают выявлению на ней одного или нескольких сообществ.

Порядок доминирования (Dt) прежде всего зависит от характера распределения побегов растений тех или иных видов по площади, что обусловливается в первую очередь способом размножения растений, т. е. тем, образуют ли они плотные дернины, корневища, столоны или размножаются семенным путем (Vries a. Hoogers, 1959).

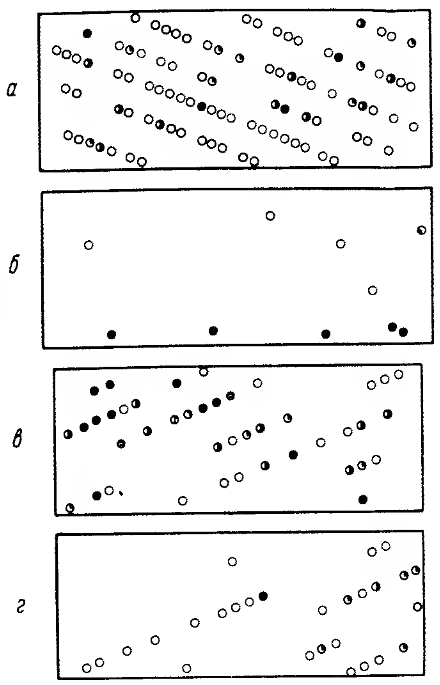


Рис. 1. Диаграммы, иллюстрирующие распределение учетных единиц на поле при использовании комбинации двух методов — видовой встречаемости и порядка — и указывающие на наличие различных видов и на степень их обилия.

а — клевер ползучий *Trifolium repens* L., равномерно распределен на хорошо удобренном лугу на маломощном торфе и не скапливается на каких-либо отдельных участках; *б* — мятлик однолетний *Poa annua* L., преобладание которого указывает, в каком месте по лугу проходит дорожка; *в* — бодяк *Cirsium anglicum* Lobel., обильно встречается только в одной части (вверху слева) на неудобренном кислом торфянистом лугу; *г* — осока блошиная *Carex pulicaris* L., распространение ее ограничено другой частью того же самого луга (Д. Браун, 1957 : 55).

Дерниноообразующие виды как апизодисперсные (неравномерно распределенные) характеризуются обычно высоким порядком доминирования (Dt), при частоте встречаемости (PF), обычно находящейся ниже 100%. Виды, образующие корневища и столоны, имеют более равномерное распределение. Виды, размножающиеся только семенами, принадлежат к изодисперсным (равномерно распределенным) видам. При благоприятных обстоятельствах они имеют высокую частоту встречаемости (PF) при низкой частоте доминирования (DF), что в результате дает особенно низкий порядок доминирования (Dt).

Распределение побегов растений по участкам зависит не только от особенностей их размножения, но и от типа использования лугов. Так, например, при пастбищном использовании лугов преобладают виды, размножающиеся вегетативным путем.

Виды, размножающиеся только семенами, чаще можно встретить на лугах с сенокосным режимом, где их не топчет скот.

Наблюдения Де Фриса и других также показали, что плотнодерновинные злаки более равномерно распространены на сенокосах, нежели на пастбищах. Играют при этом роль условия местообитания: почвы глинистые, песчаные; степень увлажненности; условия поедаемости скотом и т. п.

Де Фрис и Хугерс (1959) приводят следующий пример распределения ряда широкораспространенных луговых растений по порядкам их доминирования (*Dt*) в процентах на 1647 луговых участках. Высокий порядок доминирования на лугах Голландии имеют: *Deschampsia caespitosa* (40.2), *Festuca arundinacea* (38.7), *Lolium perenne* (31.5), *Dactylis glomerata* (30.2), *Juncus effusus* (26.2). Со средним порядком доминирования встречаются: *Alopecurus pratensis* (20.8), *Poa annua* (20.1), *Cynosurus cristatus* (19.8), *Festuca pratensis* (16.9), *Phleum pratense* (15.2), *Festuca rubra* (15.1), *Anthoxanthum odoratum* (14.5), *Agrostis canina* (14.3), *Leontodon autumnalis* (13.7), *Trifolium pratense* (13.6), *Agrostis stolonifera* (13.2), *Alopecurus geniculatus* (12.3), *Taraxacum officinale* (11.3). И, наконец, низкий порядок доминирования установлен для: *Agropyrum repens* (10.5), *Poa pratensis* (8.8), *Ranunculus repens* (8.5), *Rumex acetosa* (7.1), *Poa trivialis* (6.7) и *Trifolium repens* (6.7).

Голландские методы учета участия видов в составе луговых травостоев у нас пока еще не проверены и не применялись (Работнов, 1962).

Мы попытались применить вышеописанные методы учета растительности к нашему материалу при анализе состава строения и продуктивности лугового сообщества в зависимости от различных мер воздействия.

Объектом нашего исследования служит полидоминантный мелкозлаково-разнотравный луг с доминированием *Agrostis vulgaris*, *Anthoxanthum odoratum* и *Alchemilla pastoralis* с общим количеством видов, равным 65. Работа ведется с 1955 г. Подобного типа луга довольно широко распространены на суходолах Ленинградской области (Ниценко, 1955; Козлова, 1956; Матвеева и Семенова-Тян-Шанская, 1960; Понятовская и Сырокомская, 1960; и многие более ранние работы).

Варианты опытов у нас обусловлены: 1) сроками сенокошения (ранний, обычный, поздний, отсутствие); 2) внесением удобрений и подсевом *Arrhenatherum elatius* и 3) изъятием из травостоя одного из доминантов — *Alchemilla pastoralis*. За контроль приняты неудобряемые участки с обычными сроками сенокошения. Цели, задачи, методы исследования и результаты шестилетних наблюдений опубликованы (Макаревич, 1963).

В нашей работе, применяя методы голландских ученых, мы пользовались учетными площадками, размером в 0.1 м². Для этого употреблялся металлический круг диаметром в 35 см. Круг укладывался на травостой регулярно через каждые два шага в 25—50-кратной повторности (величина повторности определялась статистическим методом). Летом 1963 г. в каждой площадке мы отмечали встречаемость всех видов и выделяли по три вида, занимающие ведущее положение по массе, указывая, согласно Де Фрису, какое место они занимают: первое, второе или третье. Маленькими площадками, предложенными для учета обилия видов в травостое Де Фрисом (в 25 см²), мы не пользовались. При их применении учитываются не все компоненты травостоя, а это не отвечало поставленной нами задаче — полного всестороннего учета всего состава изучаемого сообщества в его динамике за ряд лет.

Результаты обработки материала по методу Де Фриса в сопоставлении с данными других методов приведены в таблице. Из последней видно, что фитоценотическая роль доминирующих и содоминирующих теперь на опытных участках растений выявляется разными методами не одинаково четко (рис. 2, *А*, *Б*, *В*, *Г*, *Д*, *Е*, *Ж*, *З*, *И*). Порядок доминирования по Де Фрису (см. таблицу и рис. 2, *Г*) занимает особое место. Все остальные приводимые в таблице и в рисунке данные преимущественно характеризуют участие видов в травостое только с одной какой-нибудь стороны. Характеристика участия вида в травостое по Де Фрису (порядок доминирования — *Dt*) комплексная. Она сочетает в себе два метода — встречаемость и вес. Поэтому можно считать, что метод порядка или ранга Де Фриса лучше отражает фитоценотическую роль тех или иных видов в луговых травостоях, чем некоторые другие методы (обилие по Друде, встречаемость по Раункиеру, среднее количество побегов и вес растений с 1/4 м² площадок).

В какой-то мере метод порядка или ранга Де Фриса сходен с определением индексов фитоценотической значимости компонентов ценозов Хансона и Дикстериуса (Hanson, 1934; Dyksterhuis, 1946), но сходство это кажущееся. Последние предложили для уточнения степени участия вида в сложении травостоя помножать показатели, найденные одним методом, на данные, полученные другим. Например, цифровое выражение встречаемости какого-либо вида умножается на его вес или проективное покрытие. Полученные произведения эти авторы характеризовали как индексы ценотической значимости компонентов ценоза. Но такое простое, чисто механическое перемножение показателей, найденных методами, которые характеризуют травостой с совершенно различных сторон, все же мало достигает цели объективной оценки фитоценотической значимости вида. В этом отношении все перимущества на стороне метода Де Фриса, который действительно дает объективную и основанную на достоверном материале, собранном в поле, фитоценотическую характеристику участия видов в травостое.

Мы также пытались дать комплексную характеристику фитоценотической роли видов в луговых травостоях, но иным путем, получая дифференцированные данные по встречаемости видов на площадках Раункиера в связи с такими показателями, как обилие (количество побегов), проективное покрытие, масса и возрастной состав популяций всех видов, входящих в состав травостоя луговых сообществ (см. таблицу и рис. 2, *В*, *Ж*, *И*). Эти данные в совокупности вполне объективно определяют степень участия и ценотическую роль видов в травостое луга (Макаревич, 1964).

В процессе обработки собранного нами материала по Де Фрису выявился еще один недостаток этого метода, правда легко устранимый. Де Фрис (1937а, 1937б, 1938) предложил вычислять порядок доминирования (*Dt*) какого-либо вида исходя из количества площадок, в которых вид встречен (*PF*). Известно, что часто бывает так: вид доминирует в травостое, но не обязательно имеет встречаемость, равную 100%. Отсюда цифровые выражения *Dt* для разных видов в одном сообществе могут быть несравнимыми, так как при одинаковом количестве площадок, в которых виды доминируют (*DF*), но при разной частоте их встречаемости (*PF*) и порядок доминирования (*Dt*) у них будет разным. При $PF < 100\%$, *Dt* будет выше и наоборот. Это наглядно видно из таблицы, где приводятся завышенные цифры по *Dt* для некоторых видов, например для *Centaurea jacea*. При обработке нашего материала мы столкнулись и со следующим случаем. На участке с поздним сроком сенокошения на двух площадках *Hypericum maculatum* занимал по массе в травостое первое место. Встречен он был всего на четырех площадках. Следовательно, *Dt* его равен 50%. В то же самое время один из настоящих доминантов этого участка — *Agrostis vulgaris* имеет *Dt*, равный 48%. Поэтому в нашей работе мы сочли более правильным вычислять порядок доминирования от общего количества площадок (в данном случае от 25). В результате мы получили более реальные цифры и вполне сопоставимые.

Результаты анализа нашего материала методами, предложенными голландскими учеными, полностью подтверждаются и всеми остальными методами учета состава, строения и продуктивности изучаемого сообщества, на которых мы здесь почти не останавливаемся.

Однако многие моменты, существенные для жизни ценозов и для изучения сложившихся в них взаимоотношений, остаются при применении голландских методов в стороне. Так, они почти не касаются изучения эколого-биологического и возрастного состава видовых популяций и т. п. А экологические условия существования и биологические особенности самих видов (характер размножения) интересуют Де Фриса и других исследователей прежде всего для объяснения величины порядка доминирования видов в травостое и средней относительной встречаемости. Последнее дает им возможность по растительности определять условия местообитания и устанавливать меры рационального использования тех или иных типов лугов.

В заключение следует отметить, что описанные выше методы учета

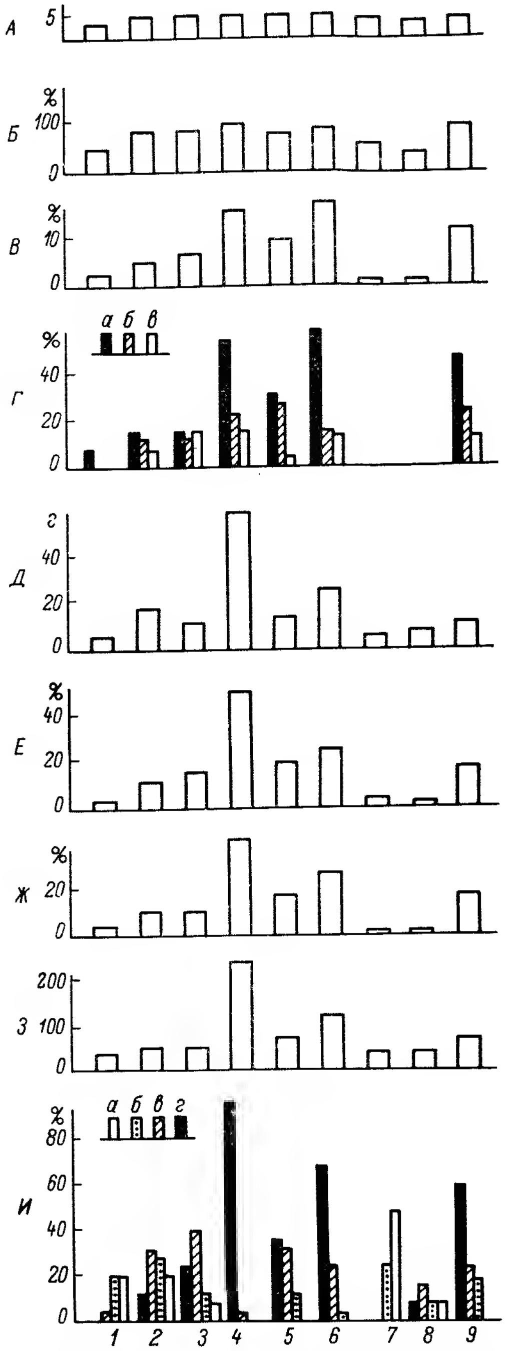


Рис. 2. Обилие *Alopecurus pratensis* на луговых опытных участках (*1—9*), учтенное раэличными методами.

1 — с ранним сенокошением; *2* — с обычным сенокошением; *3* — с поздним сенокошением; *4* — без сенокошения; *5* — удобренный (NPK); *6* — удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*; *7* и *8* — неудобренные контрольные к 5 и 6 участкам; *9* — с удалением *Alchemilla pastoralis*. *А* — обилие по Друде; *Б* — встречаемость по R (в %); *В* — проективное покрытие на площадках R (в %); *Г* — порядок доминирования по Де Фрису (в %); *а*, *б*, *в* — первое, второе и третье место; *Д* — средний вес с 1/4 м² в г; *Е* — отношение к общей массе с 1/4 м² (в %); *Ж* — отношение к общей массе на площадках R (в %); *З* — среднее количество побегов на 1/4 м²; *И* — обилие по количеству побегов на площадках R (в %) (*а* — от 1 до 2; *б* — от 3 до 6; *в* — от 7 до 10; *г* — больше 10 побегов).

Сравнительная оценка обилия доминантов и содоминантов на луговых участках в зависимости от мер воздействия

Виды	Участки	Обилие по Друде	Встречаемость видов на площадках Раункиера (в %)	Среднее проективное покрытие видов на площадках Раункиера (в %)	Порядок доминирования по Де Фрису (в %)			Вес			Среднее количество побегов на 1/4 м², в скобках — количество генеративных побегов	Встречаемость видов (в %) в обилии различной степени на площадках Раункиера				Возрастной состав популяций на площадках Раункиера (в %)			
																	взрослые особи		
					1-й	2-й	3-й	средний вес с 1/4 м² (в г)	средний процент от общего веса с 1/4 м²	средний процент от общей массы в площадках Раункиера		1—2 растения (или побега)	от 3 до 6 растений (или побегов)	от 7 до 10 растений (или побегов)	>10 растений (или побегов)	ювенильные особи	вегетативные	вегетативные и генеративные	генеративные
Agrostis vulgaris	С ранним сроком сенокошения	5	100	10.3	8	44	32	16.0	19.1	15.8	558 (23)	—	4	20	76	—	96	4	—
	С обычным сроком сенокошения	5	100	9.0	28	12	40	20.6	12.2	14.2	200 (98)	—	—	28	72	—	—	100	—
	С поздним сроком сенокошения	5	100	14.0	48	12	28	15.9	24.3	25.6	334 (142)	—	—	—	100	—	—	100	—
	Без сенокошения	4	76	1.2	—	10 (8) [1]	20 (16) [1]	4.9	4.0	5.6	57 (11)	—	28	40	12	—	—	100	—
	Удобренный (NPK)	5	100	12.4	32	60	8	19.9	28.1	25.8	308 (148)	—	—	4	96	—	—	100	—
	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	5	100	11.0	8	48	24	24.8	25.1	17.3	304 (176)	—	4	4	92	—	—	100	—
	Неудобренный (уч. 7)	5	100	4.5	4	24	36	10.8	15.5	10.7	180 (65)	—	—	48	52	—	—	100	—
	Неудобренный (уч. 8)	5	100	6.0	—	24	40	15.1	19.4	10.0	296 (209)	—	—	20	80	—	—	100	—
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	5	100	7.0	12	28	24	14 6	15.3	10.7	194 (78)	—	—	16	84	—	—	100	—
Alopecurus pratensis	С ранним сроком сенокошения	3	52	1.6	15 (8) [1]	—	—	5.8	3.0	2.8	44 (2)	20	20	4	—	—	64	27	9
	С обычным сроком сенокошения	5	88	5.0	18 (6)	14 (12)	12 (8)	18.5	11.5	9.0	53 (6)	20	28	32	12	—	17	83	—
	С поздним сроком сенокошения	5	92	7.0	17 (16)	13 (12)	17 (16)	12.0	15.9	10.3	52 (11)	8	12	40	24	—	22	78	—
	Без сенокошения	5	100	16.2	56	24	16	60.8	52.0	42.4	240 (10)	—	—	4	96	—	4	96	—
	Удобренный (NPK)	5	84	9.8	38 (32)	33 (28)	5 (4)	14.4	20.3	17.6	66 (9)	—	12	32	36	—	42	52	—
	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	5	92	17.5	65 (60)	17 (16)	13 (12)	25.5	25.8	28.7	118 (18)	—	4	24	68	—	8	92	—
	Неудобренный (уч. 7)	5	64	1.0	—	—	—	5.4	3.9	1.0	38 (<1)	48	24	—	—	—	72	22	6
	Неудобренный (уч. 8)	3	44	1.0	—	—	—	7.4	2.6	1.0	36 (2)	8	16	8	8	—	70	30	—
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	4	100	12.2	48	24	12	10.8	18.2	18.0	70 (8)	—	18	23	59	—	23	77	—
Anthoxanthum odoratum	С ранним сроком сенокошения	5	100	12.6	48	24	20	17.7	22.0	20.4	297 (163)	—	—	24	76	—	—	100	—
	С обычным сроком сенокошения	5	100	9.0	4	44	32	13.8	15.8	14.7	147 (31)	—	4	4	92	—	—	100	—
	С подзним сроком сенокошения	4	100	2.2	—	4	24	2.2	2.8	5.2	48 (42)	—	8	12	80	—	4	96	—
	Без сенокошения	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Удобренный (NPK)	4	100	5.6	4	36	32	10.4	14.7	14.0	119 (113)	—	5	10	85	—	—	100	—
	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	5	100	5.4	4	32	24	2.2	2.3	11.0	23 (17)	—	17	9	74	—	—	100	—
	Неудобренный (уч. 7)	5	100	7.6	16	36	16	41.9	31.7	14.5	285 (268)	—	—	—	100	—	—	100	—
	Неудобренный (уч. 8)	5	100	8.0	24	40	24	15.8	20.3	15.7	256 (153)	—	—	4	96	—	—	100	—
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	5	100	4.8	4	20	28	8.8	9.1	9.0	124 (97)	—	4	28	68	—	—	100	—
Arrhenatherum elatius	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	5	92	9.5	17 (16)	22 (20)	39 (36)	19.6	19.7	15.5	139 (47)	—	4	20	68	—	9	91	—
Dactylis glomerata	С ранним сроком сенокошения	2	20	< 1	—	—	—	1.5	1.8	1.0	11 (<1)	8	8	4	—	—	100	—	—
	С обычным сроком сенокошения	1	10	< 1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	5	—	12	4	—	—	75	25	—
	С поздним сроком сенокошения	2	28	1.5	14 (4)	—	28 (8)	1.0	1.0	2.0	6	8	24	—	4	—	89	11	—
	Без сенокошения	3	28	3.8	28 (8)	28 (8)	—	2.8	2.3	6.0	9 (1)	—	16	20	16	—	31	69	—
	Удобренный (NPK)	4	60	13.0	67 (40)	13 (8)	7 (4)	14.2	19.9	19.5	60 (5)	4	—	12	36	—	23	77	—

---

[1] В скобках — порядок доминирования по Де Фрису, вычисленный от общего количества учетных площадок.

Продолжение

Виды	Участки	Обилие по Друде	Встречаемость видов на площадках Раункиера (в %)	Среднее проективное покрытие видов на площадках Раункиера (в %)	Порядок доминирования по Де Фрису (в %)			Вес			Среднее количество побегов на 1/4 м², в скобках — количество генеративных побегов	Встречаемость видов (в %) в обилии различной степени на площадках Раункиера				Возрастной состав популяций на площадках Раункиера (в %)			
																	взрослые особи		
					1-й	2-й	3-й	средний вес с 1/4 м² (в г)	средний процент от общего веса с 1/4 м²	средний процент от общей массы в площадках Раункиера		1–2 растения (или побега)	от 3 до 6 растений (или побегов)	от 7 до 10 растений (или побегов)	<10 растений (или побегов)	ювенильные особи	вегетативные	вегетативные и генеративные	генеративные
Dactylis glomerata	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	4	44	3.3	9 (4)	—	27 (12)	9.4	9.6	5.3	46 (2)	—	8	4	32	—	45	55	—
	Неудобренный (уч. 7)	1	22	< 1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	7	—	12	12	—	—	100	—	—
	Неудобренный (уч. 8)	1	18	< 1	—	—	—	1.4	1.9	< 1	7 (<1)	4	4	12	—	—	50	50	—
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	2	28	4.8	—	—	14 (4)	1.5	1.6	1.0	12 (<1)	—	4	4	8	—	75	25	—
Lathyrus pratensis	С ранним сроком сенокошения	4	96	5.2	8	4	12	4.4	5.4	7.0	25 (8)	28	36	—	—	—	44	50	6
	С обычным сроком сенокошения	4	96	7.5	17 (16)	4	8	3.7	4.3	9.0	25 (5)	12	60	12	—	—	22	74	4
	С поздним сроком сенокошения	4	96	3.5	—	—	12	7.2	9.0	4.3	39 (26)	8	60	32	—	—	8	88	4
	Без сенокошения	5	100	11.5	4	36	28	13.3	11.3	12.8	47 (20)	12	75	13	—	—	—	88	12
	Удобренный (NPK)	1	12	< 1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	< 1	4	—	—	—	—	100	—	—
	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	1	6	< 1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	< 1	8	—	—	—	—	100	—	—
	Неудобренный (уч. 7)	2	46	< 1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	4 (<1)	32	12	—	—	—	18	64	18
	Неудобренный (уч. 8)	2	36	1.3	—	—	11 (4)	2.5	3.2	1.3	10 (5)	20	12	8	—	10	40	40	10
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	5	96	12.5	25 (24)	33 (32)	12	13.2	13.8	13.0	54 (3)	4	44	32	4	—	4	96	—
Trifolium repens	С ранним сроком сенокошения	4	94	2.2	—	—	—	1.5	1.8	2.0	144[2]	16	44	28	—	4	—	96	—
	С обычным сроком сенокошения	5	96	5.0	4	4	—	2.3	2.6	4.2	114 (6)	—	—	36	64	—	40	60	—
	С поздним сроком сенокошения	2	48	1.1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	3 (3)	4	32	12	—	—	75	25	—
	Без сенокошения	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Удобренный (NPK)	Ун.	6	< 1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	< 1	—	4	—	—	—	100	—	—
	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	Ун.	2	< 1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	< 1	—	4	—	—	—	100	—	—
	Неудобренный (уч. 7)	5	100	9.0	4	8	28	3.5	5.0	7.0	159 (20)	—	4	24	72	—	16	84	—
	Неудобренный (уч. 8)	5	100	3.0	—	—	—	1.0	1.1	1.0	97 (1)	4	32	28	36	—	56	44	—
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	5	100	7.5	12	8	8	2.7	2.8	5.7	139 (10)	4	16	16	64	—	48	52	—
Achillea millefolium	С ранним сроком сенокошения	5	100	11.8	16	28	36	5.4	6.4	14.0	240[2]	—	20	68	12	—	100	—	—
	С обычным сроком сенокошения	5	100	3.4	—	8	—	1.6	1.8	4.1	66	—	12	40	40	—	100	—	—
	С поздним сроком сенокошения	4	96	3.2	—	—	8	< 1	< 1	3.7	12 (2)	18	37	37	9	—	100	—	—
	Без сенокошения	2	32	< 1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	4	16	20	—	—	—	100	—	—
	Удобренный (NPK)	4	92	4.0	—	4	17 (16)	1.0	1.2	4.5	23	8	32	24	4	—	100	—	—
	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	4	80	3.0	—	—	25 (20)	1.0	1.0	3.0	33	20	20	24	24	—	96	4	—
	Неудобренный (уч. 7)	5	100	4.0	—	12	8	2.3	3.2	5.6	79	—	8	40	52	—	96	4	—
	Неудобренный (уч. 8)	5	100	2.0	—	—	8	1.2	1.5	1.0	96	—	24	36	40	—	96	4	—
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	5	96	4.2	4	8	8	1.7	1.5	5.0	80	4	12	56	28	—	100	—	—
Alchemilla pastoralis	С ранним сроком сенокошения	5	100	16.0	36	8	20	6.8	8.2	16.0	4 (4)	16	44	28	12	—	72	28	—
	С обычным сроком сенокошения	5	100	23.0	48	20	20	18.0	15.4	19.4	28 (8)	—	12	44	44	—	4	96	—

---

[2] Для *Trifolium repens* и *Achillea millefolium* приводится количество листьев, а не побегов.

Продолжение

Виды	Участки	Обилие по Друде	Встречаемость видов на площадках Раункиера (в %)	Среднее проективное покрытие видов на площадках Раункиера (в %)	Порядок доминирования по Де Фрису (в %)			Вес			Среднее количество побегов на 1/4 м², в скобках — количество генеративных побегов	Встречаемость видов (в %) в обилии различной степени на площадках Раункиера				Возрастной состав популяций на площадках Раункиера (в %)			
					1-й	2-й	3-й	средний вес с 1/4 м² (в г)	средний процент от общего веса с 1/4 м²	средний процент от общей массы в площадках Раункиера		1—2 растения (или побега)	от 3 до 6 растений (или побегов)	от 7 до 10 растений (или побегов)	10 растений (или побегов)	ювенильные особи	взрослые особи		
																	вегетативные	вегетативные и генеративные	генеративные
Alchemilla pastoralis	С поздним сроком сенокошения	5	100	24.0	8	68	8	6.2	8.2	16.9	10 (10)	—	12	52	36	—	—	100	—
	Без сенокошения	5	88	14.0	9 (4)	18 (16)	41 (36)	22.2	18.9	12.3	38 (38)	12	40	32	—	—	14	72	14
	Удобренный (NPK)	2	16	1.0	—	—	—	< 1	< 1	< 1	< 1	4	12	—	—	50	50	—	—
	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	3	52	2.3	—	8 (4)	—	1.6	1.6	1.4	4 (4)	44	20	—	—	31	57	12	—
	Неудобренный (уч. 7)	5	100	17.5	40	16	20	11.1	16.3	16.0	22 (22)	8	17	21	54	—	29	71	—
	Неудобренный (уч. 8)	5	100	30.0	48	28	20	8.5	10.9	24.8	13 (3)	—	20	32	48	—	—	100	—
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	5	100	2.3	—	—	—	1.0	1.0	1.3	36 (1)	12	16	60	12	12	84	4	—
Centaurea jacea	С ранним сроком сенокошения	4	100	5.3	4	4	16	6.8	8.3	5.8	12	27	73	—	—	—	100	—	—
	С обычным сроком сенокошения	4	68	5.0	18 (12)	6 (4)	18 (12)	9.8	11.3	6.5	12.8	24	44	—	—	—	56	44	—
	С поздним сроком сенокошения	4	84	8.5	10 (8)	19 (16)	19 (16)	9.6	12.4	8.4	6 (5)	28	32	16	—	—	30	65	5
	Без сенокошения	3	12	4.0	33 (4)	—	67 (8)	1.2	1.0	4.0	1 (<1)	20	—	4	—	—	33	17	50
	Удобренный (NPK)	3	40	1.7	10 (4)	—	—	< 1	< 1	2.5	< 1	28	4	—	—	—	75	—	25
	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	2	20	1.0	—	—	20 (4)	< 1	< 1	1.0	< 1	24	4	—	—	—	43	14	43
	Неудобренный (уч. 7)	5	96	12.5	38 (36)	29 (28)	17 (16)	7.8	11.2	19.3	6 (5)	32	48	20	—	—	20	68	12
	Неудобренный (уч. 8)	4	84	10.0	33 (28)	10 (8)	19 (16)	6.0	7.7	14.4	8 (4)	24	40	12	—	5	35	55	5
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	4	52	6.0	31 (16)	23 (12)	23 (8)	14.0	14.6	6.3	17 (11)	20	24	12	4	7	20	66	7
Galium mollugo	С ранним сроком сенокошения	3	56	1.4	—	—	—	1.0	1.1	1.9	12 (1)	8	32	8	—	—	42	50	8
	С обычным сроком сенокошения	3	48	< 1	—	—	8 (4)	1.2	1.4	1.0	16 (4)	12	12	4	—	—	15	70	15
	С поздним сроком сенокошения	4	76	2.5	5 (4)	—	5 (4)	1.0	1.3	3.0	10 (2)	28	28	12	—	6	12	59	23
	Без сенокошения	4	80	11.0	15 (12)	20 (16)	30 (24)	3.7	2.9	13.6	15 (9)	28	44	8	—	—	20	50	30
	Удобренный (NPK)	—	—	—	—	—	—	< 1	< 1	< 1	< 1	—	—	—	—	—	—	—	—
	Удобренный (NPK) с подсевом *Arrhenatherum elatius*	Ун.	2	< 1	—	—	—	< 1	< 1	< 1	< 1	—	—	4	—	—	100	—	—
	Неудобренный (уч. 7)	3	50	1.0	—	—	—	< 1	< 1	1.1	1	8	24	16	—	8	—	50	42
	Неудобренный (уч. 8)	3	52	3.4	8 (4)	15 (8)	8 (4)	1.2	1.5	4.2	12 (3)	20	8	12	—	—	80	20	—
	С удалением *Alchemilla pastoralis*	3	40	1.5	—	10 (4)	10 (4)	1.7	1.5	1.7	8 (2)	12	20	16	4	—	46	54	—

участия видов в травостое, широко применяемые в Голландии, заслуживают самого пристального внимания с нашей стороны как при инвентаризации больших луговых территорий, так и при стационарном более детальном анализе луговой растительности. Эти методы позволяют объективно выявлять фитоценотическую роль ведущих групп растений разных луговых типов в зависимости от специфики тех или иных местообитаний и мер воздействия со стороны человека.

Литература

Браун Д. (1957). Методы исследования и учета растительности. — Ильинский А. П. (1925). Некоторые методы оценки обилия и встречаемости. В кн.: В. В. Алехин, В. С. Доктуровский, А. Н. Жадовский, А. П. Ильинский. Методика геоботанических исследований. — Козлова Г. И. (1956). Некоторые предварительные выводы о лугах Карельского перешейка. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., географ. и геолог., 18, 3. — Ларин И. В. (1926). Опыт определения по растительному покрову почв, материнских пород, рельефа, сельскохозяйственных угодий и других элементов ландшафта средней части Уральской губернии. — Ларин И. В. (1952). Взаимосвязи между растительностью, почвами, сельскохозяйственными угодьями и другими элементами ландшафта в степи и полупустыне междуречья Волга—Урал. Изв. Всесоюзн. геогр. общ., 5. — Ларин И. В. (1953). Определение почв и сельскохозяйственных угодий по растительному покрову в степи и полупустыне междуречья Волги и Урала. — Ларин И. В. (1956). Луговодство и пастбищное хозяйство. — Ларин И. В. (1963). Природные сенокосы и пастбища. — Макаревич В. Н. (1963). Влияние на луговой травостой способов его использования. Тр. БИНа АН СССР, сер. III, 14. — Макаревич В. Н. (1964). О применении метода Раункиера при изучении луговых сообществ. Бот. журн., 1. — Матвеева Е. П. и А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1960). Ботанико-кормовая характеристика природных районов Ленинградской области. Тр. БИНа АН СССР,

сер. III, 12. — Ниценко А. А. (1955). Луга Ленинградской области и меры их
улучшения. Вестн. ЛГУ, сер. биолог., географ. и геолог., 10, 4. — Понятовская
В. М. и И. В. Сырокомская. (1960). Опыт сравнительной оценки уча-
стия видов в строении лугового сообщества. Тр. БИНа АН СССР, сер. III, 12. —
Работнов Т. А. (1962). Методы и некоторые результаты изучения лугов в Гол-
ландии. Бюлл. МОИП, 63, отд. биолог., 6. — Раменский Л. Г. (1938). Введение
в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Рамен-
ский Л. Г. (1953). Об экологическом изучении и систематизации группировок рас-
тительности. Бюлл. МОИП, 58, отд. биолог., 1. — Раменский Л. Г. и др. (1956).
Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Dykster-
huis E. J. (1946). The vegetation of the Fort Worth prairie. Ecolog. Monogr., 16. —
Hanson H. C. (1934). A comparison of methods of botanical analysis of the native
prairie in Western North Dakota. Journ. Agric. Res., 49. — Raunkiaer C. (1909).
Formationsundersogelse og Formationstatistik. Bot. Tidskr., 30. — Raunkiaer C.
(1918). Récherches statistiques sur les formations végétales. — Sonneveld F.,
A. A. Kruijne a. D. M. Vries. (1959). Influence of phosphate on the botanical com-
position and on the grade of quality of herbage in Netherlands. Journ Agricult. Science,
7, 3. — Vries D. M. (1937a). Methods used in scientific plant sociology and in agri-
cultural botanical grassland research. Herbage Rev., 5. — Vries D. M. (1937б).
Methods determining the botanical composition of hayfields and pastures. Rep. 4 th.,
Intern. Grassl. Congress. — Vries D. M. (1938). The plant sociological combined
specific frequency and order method. Chron. Bot., 4, 2. — Vries D. M., J. P. Bar-
beta a. A. G. Hamming. (1954). Constellation of frequent herbage plants based
on their correlation of occurence. Vegetation, 5—6. — Vries D. M. a. Th. A. Boer.
(1959). Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their appli-
cation. Herbage Abstr., 29, 1. — Vries D. M. a. B. J. Hoogers. (1959). Distri-
bution of tillers of plant species on old permanent grasslands with different types of use.
Netherlands Journ. Agricult. Science, 7, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 VI 1964).

ТОМ 51 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1966, № 2

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 582.261

А. П. Жузе и А. И. Прошкина-Лавренко

О НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ Р. В. КОЛЬБЕ

В связи с пятой годовщиной со дня смерти известного шведского ученого Р. В. Кольбе (умер в Стокгольме 10 III 1960) следует напомнить о заслугах этого крупного исследователя-диатомиста, оставившего глубокий след в мировой и советской диатомологии.

Р. В. Кольбе, финн по происхождению, родился в Петербурге 10 I 1882. Среднее образование он получил в петербургской гимназии, высшее техническое — в Дрездене и ботаническое — в Берлине, где и защитил докторскую диссертацию.

Научная деятельность Кольбе началась в России в 1914 г., а с 1916 г. продолжалась за рубежом. Его многочисленные статьи и монографии (около 90) публиковались с 1916 по 1962 г. Они были посвящены многим проблемам диатомологии: флористике, морфологии, таксономии, биологии, экологии, филогении диатомовых водорослей, электронномикроскопическим исследованиям тонкой структуры их панцирей и пр., но особенно много он сделал в области исследования диатомовой флоры океанских осадков.

Первые исследования Р. В. Кольбе провел совместно с С. М. Вислоухом, изучив флору диатомовых водорослей Онежского, Лососинского и других озер. Результаты этих исследований опубликованы в двух совместных работах этих авторов, изданных в СССР (1916 г., 1927 г.).[1]

Одновременно Кольбе занялся созданием высокопреломляющей среды для заключения в нее панцирей диатомовых водорослей, от чего зависел успех изучения их таксономии и качество микрофотографий (Kolbe, работы 1916, 1927, 1930 гг.). Его рецепт среды из пиперина и канифоли используется с успехом до настоящего времени.

В дальнейшем Р. В. предпринял эколого-флористические исследования диатомовых, обитающих в пресных, солоноватых и соленых континентальных водоемах. В итоге появились фундаментальные работы (Kolbe, публикации 1925а, 1925б, 1926, 1927, 1929, 1932 гг.), среди которых особенно важное значение имеют работы 1927 и 1932 гг. В первой из них он дал для диатомовых водорослей шкалу видов-индикаторов степени солености воды, при которой они обитают (шкала из 298 видов). Эта шкала используется при экологической характеристике современной и четвертичной флоры диатомовых. При реконструкции палеогеографической и палеоэкологической обстановки четвертичных бассейнов шкала солености Кольбе оказалась весьма полезной. Работа Кольбе 1932 г. посвящена классификации и типологии континентальных водоемов. В ней рассматриваются экологические и биологические факторы, характеризующие флору диатомовых в водоемах различного типа. В этой работе Кольбе вплотную подошел к пониманию значения сукцессий и ассоциаций в жизни водоемов. Широта постановки данной проблемы была исключительно прогрессивной для того времени.

Исследования Р. В., посвященные таксономии (1959, 1959 гг.), филогении (1956 г.) и биологии (1957 г.) диатомовых водорослей, сильно расширили наши познания о диатомовых в этих областях.

Р. В. Кольбе был одним из первых ученых-диатомологов, который использовал электронный микроскоп для исследования тонкой структуры кремневого панциря диатомей. Его работа 1943 г. явилась первой в мировой литературе, посвященной основательному электронномикроскопическому исследованию тонкой структуры панцирей 23 видов диатомовых, а в последующих работах 1948 и 1951 гг. он описал тонкую структуру еще 20 видов. Бóльшая часть электронномикроскопических микрофотографий, полученных Р. В., расширяют наши представления о структуре панциря и очень важны для таксономии. Кольбе пришлось доказывать ценность электронной микроскопии для исследования диатомовых даже такому общепризнанному авторитету в диатомологии, как доктор Хустедт, который первоначально сильно преуменьшал значение электронной микроскопии для таксономии диатомовых водорослей.

---

[1] Мы ограничиваемся указанием годов опубликовании работ Р. В. Кольбе; полная библиография его работ помещена в статье Селлинга (O. H. Selling. Sv. Bot. Tidskr., 56, 1, 1962, p. 205—222).

Значительная часть научной деятельности Р. В. посвящена изучению диатомовых в океанских отложениях. Первая из серии его монографий по этой проблеме была опубликована в 1927 г. совместно с Гайденом. В этой монографии суммировались результаты обработки диатомовых из донных отложений Индийского и Атлантического секторов Антарктики по материалам немецкой Южнополярной экспедиции 1901—1903 гг. В этом уникальном для того времени исследовании в значительной мере была упорядочена систематика антарктических диатомовых водорослей.

После длительного перерыва, в 50-х годах, Р. В. вновь возвращается к исследованию диатомовых океанских осадков, обрабатывая метериалы Шведской глубоководной экспедиции 1947—1948 гг. За время работы этой экспедиции в экваториальной зоне Мирового океана впервые в практике морских исследований были получены колонки донных осадков длиной до 15 м.

Р. В. Кольбе затратил около 10 лет на обработку диатомовых в осадках Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Его монографии 1954, 1955 и 1956 гг., а также статьи 1953 и 1957 гг. представляют пример глубокого и разностороннего подхода к проблеме использования диатомей в стратиграфических и палеогеографических целях. Новым и особенно важным разделом этих работ являются те материалы, которые посвящены изложению специфики методики диатомового анализа донных осадков современных океанов. Одно из верных положений Кольбе, определяющее границы использования диатомовых в целях восстановления палеогеографической обстановки прошлого, заключается в том, что в донных осадках сохраняется лишь часть видов диатомей, населяющих деятельный слой океана. В этом Кольбе видел основную причину, вызывающую несходство между диатомовыми в биоценозах и в осадках. Для обозначения комплексов диатомей в донных осадках Кольбе пользовался понятием «танатоценоз».

Значительная часть монографий по Тихому, Атлантическому и Индийскому океанам отведена систематике диатомовых в осадках экваториальной зоны. Здесь даны развернутые описания, хорошие микрофотографии и, что особенно важно, суммированы ранее известные данные по географическому распространению каждого вида. Таким образом, наиболее ценными являются систематические разделы во всех трех монографиях Кольбе. В работе по Тихому океану он наибольшее внимание уделил вопросу о значении метода диатомового анализа для выяснения стратиграфии океанских отложений и палеогеографических условий осадконакопления. Это объясняется тем, что изучением геологической истории Тихого океана одновременно занимался геолог этой экспедиции Г. Аррениус.

Данные диатомового анализа, полученные Кольбе, явились дополнительным материалом, позволяющим судить об истории осадконакопления в экваториальной зоне Тихого океана. Кольбе провел количественный подсчет диатомей в осадках длинных колонок и обнаружил неравномерность их содержания в отдельных горизонтах. Согласно взглядам Аррениуса, он синхронизировал максимумы количественного содержания диатомей в осадках экваториальной зоны с эпохами похолодания, а обеднение — с эпохами потепления. Таким образом, были получены первые предпосылки для стратиграфического расчленения отложений экваториальной зоны Тихого океана. В Атлантическом океане объем стратиграфических исследований был значительно меньшим, а в Индийском океане они отсутствовали. В одной длинной колонке в Тихом океане, Кольбе, используя изменения в видовом составе диатомей, провел границу между осадками плиоценового и плейстоценового возраста.

Попутно с этими общими вопросами диатомового анализа отложений экваториальной зоны Мирового океана Кольбе остановился на многих частных проблемах, представляющих, однако, не меньший интерес. Это касается, например, происхождения этмодискусовых илов в тропических районах Мирового океана, генезиса пресноводных диатомей в донных осадках у западных берегов Африки и ряда вопросов, на которые он дал логические и глубоко обоснованные ответы.

Круг вопросов, затронутых в работах Кольбе о диатомовых в осадках экваториальной зоны Мирового океана, далеко нами здесь не исчерпан. Мы хотели только подчеркнуть, насколько глубоки и разносторонни были интересы этого выдающегося знатока диатомовых водорослей.

Прекрасно владея русским языком, Р. В. был хорошо знаком с русской альгологической литературой, реферировал советские альгологические работы в зарубежных журналах и в последний год своей жизни опубликовал в Швеции отдельной брошюрой, совместно с А. И. Прошкиной-Лавренко, аннотированную библиографию советской литературы по диатомовым водорослям за период 1918—1957 гг.

Р. В. Кольбе был разносторонне образованным талантливым ученым и одаренным человеком. Помимо высшего биологического образования, он имел диплом инженера электротехника и был хорошим музыкантом (скрипачом). Однако основные его интересы в течение всей его жизни были посвящены исследованию диатомовых водорослей. В этой области его вклад в науку нельзя не переоценить. Р. В. оставил глубокий след в работах современных диатомологов, в том числе и советских; несомненно, что его идеи и достижения будут в полной мере использоваться и в дальнейшем.

Институт океанологии
Академии наук СССР, Москва
и Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР, Ленинград.

(Получено 19 XI 1964).

ТОМ 51 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1966, № 2

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 581.5+581.1 (471.50)

ВТОРОЕ УРАЛЬСКОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ЭКОЛОГИИ И ФИЗИОЛОГИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

(г. Уфа, 18—20 марта 1965 г.)

После I Уральского совещания по экологии и физиологии древесных растений (г. Свердловск, 4—6 марта 1963 г.), посвященного памяти члена-корреспондента АН СССР Л. А. Иванова, прошло два года. Они ознаменовались определенными сдвигами в развитии дендроэкологии и дендрофизиологии в Советском Союзе. В 1963 и 1964 гг. в Ленинграде состоялись «Ивановские собрания», организованные Всесоюзным ботаническим обществом и Ленинградской ордена Ленина лесотехнической академией имени С. М. Кирова; опубликованы сборники «Проблемы экологии и физиологии лесных растений», вып. 1 и 2. В феврале 1965 г. в Москве прошло рабочее совещание по световому режиму, фотосинтезу и продуктивности леса, созванное Советом по фотосинтезу АН СССР, Лабораторией лесоведения АН СССР и Ленинградской ордена Ленина лесотехнической академией им. С. М. Кирова. На состоявшихся за это же время совещаниях и конференциях по физиологии и биохимии растений был сделан ряд ценных докладов и сообщений по дендрофизиологии.

Успешно развивались исследования по экологии и физиологии древесных растений и в научных учреждениях Урала. Определенные успехи имеются в изучении зимостойкости древесных растений морфофизиологическим методом (Институт биологии Башкирского государственного университета имени 40-летия Октября [БГУ]), получившие признание на XVI Международном конгрессе по вопросам садоводства (Брюссель, 1962 г.), и на международных симпозиумах по цитоэкологии (Ленинград, 1963 г.) и по дифференциации верхушечных меристем и некоторым проблемам экологической регуляции развития растений (Прага—Нитра, 1964 г.).

В институте биологии Уральского филиала АН СССР продолжаются исследования по фотосинтезу и физиологии роста древесных растений. Плодотворно используются данные и методы дендрофизиологии при разработке вопросов динамики численности вредителей леса (Институт биологии БГУ). Проведены некоторые исследования в области экспериментальной экологии лесных фитоценозов и рационального использования леса (институты биологии УФАН СССР и БГУ). Существенные успехи достигнуты проблемной лабораторией физиологически активных веществ в Уральском лесотехническом институте. Успешно продолжаются работы по изучению дымо- и газоустойчивости древесных растений (БГУ, УФАН СССР). Имеются некоторые успехи и в работе других научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений Урала.

С 18 по 20 марта 1965 г. в г. Уфе институтами биологии Башкирского государственного университета имени 40-летия Октября и Уральского филиала АН СССР было проведено II Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений. Задачами совещания являлось подведение итогов за последние 2—3 года в работах по физиологии и экологии древесных растений на Урале и прилегающих к нему районах Советского Союза, обмен мнениями по ним и установление более тесных контактов между исследователями и учреждениями, работающими в этой области, определение основных направлений и задач исследований по физиологии и экологии древесных растений на ближайшие годы.

В работе совещания участвовали представители научно-исследовательских учреждений и высших учебных заведений Уфы, Свердловска, Челябинска, Москвы, Ленинграда, Волгограда, Воронежа, Мичуринска, Тарту, Днепропетровска, Брянска, Пушкино, Красноярска, Архангельска, Новосибирска, Владивостока, Петрозаводска, Щучинска (Казахская ССР) и других городов Советского Союза. На совещании было представлено и заслушано более 100 докладов и сообщений по различным вопросам экологии, физиологии и биохимии древесных растений. Большая группа докладов (Л. И. Сергеев, А. Я. Перк и Л. И. Вийлеберг, О. А. Красавцев, К. А. Сергеева, В. К. Мельников, Н. Н. Хвалин, А. М. Зигангиров, И. В. Кандарова, В. И. Юшков, П. М. Жибоедов, В. А. Мухина, И. Н. Коновалов и В. С. Сааков, П. Д. Незнаев и др.) была посвящена вопросам зимостойкости древесных растений и методам ее оценки. В докладах В. П. Дадыкина и Е. В. Потаевич, В. Ф. Изотова рассматривался световой режим растений. Ряд докладов (П. И. Юшков, Ю. А. Терёшин и А. А. Кайгородова, Ю. Д. Абатуров и Л. Г. Халтурина, Х. И. Мийдла и др.) был посвящен вопросам углеродного и минерального питания растений. Е. П. Калиниченко, И. В. Добросердова, А. В. Веретенников изложили результаты изучения водного режима древесных растений. Серия докладов касалась вопросов роста и развития древесных растений (Г. В. Заблуда, И. И. Лешковцева и Е. Г. Минина, К. И. Никитская, Е. В. Хитрово, В. Ф. Денисов, Г. М. Козубовов и Л. Г. Ганюшкина, Я. Я. Брокс, В. И. Мосин, В. В. Смирнов, Г. А. Чибисов и В. Г. Чертовский, Б. А. Миронов, М. К. Куприянова, А. С. Лантратова, З. Г. Шенникова и др.). Отдельные доклады были посвящены вопросам витаминоносности плодов древесных растений (Л. И. Вигоров), устойчивости к энтомовредителям (М. Г. Ханисламов, П. А. Положенцев, А. Т. Науменко), газоустойчивости (С. А. Мамаев, В. С. Николаевский), влиянию гербицидов на лесные растения (Ю. П. Путятин, Б. М. Миркин и др.).

В общей дискуссии приняли участие представители Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева, Института биологии Башкирского государственного университета, Института биологии Уральского филиала АН СССР, Тартуского и Уральского государственных университетов, Смолинского плодопитомнического совхоза Челябинской области и других учреждений и предприятий.

В решении совещания названы важнейшие задачи, стоящие перед физиологами и экологами древесных растений Урала на ближайшие годы:

а) сравнительное изучение экологии и физиологии основных лесообразующих древесных растений в различных природно-климатических зонах Урала, в том числе экологии и физиологии ассимиляционного аппарата (в особенности у хвойных растений), и исследования в области их радиоэкологии;

б) расширение и углубление исследований по морфофизиологической периодичности лесообразующих, плодовых, декоративных и быстро растущих древесных растений Урала с целью повышения их зимостойкости и засухоустойчивости;

в) рациональное использование арборицидов, дефолиантов, стимуляторов роста и других физиологически активных веществ для насаждений древесных растений;

г) физиология устойчивости древесных растений к промышленным загрязнениям и массовым вредителям леса (вопросы патофизиологии).

Следующее, III Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений решено провести в г. Свердловске в 1967—1968 гг.

В решении совещания отмечается необходимость дальнейшего развития исследований по экологии и физиологии древесных растений и их координации как в масштабе отдельных регионов (Урал, Сибирь и др.), так и всего Советского Союза.

Высказано пожелание в адрес Академии наук СССР и Всесоюзного ботанического общества о созыве в 1967 г., в год 50-летия победы Великой Октябрьской социалистической революции, I Всесоюзной конференции экологов, физиологов и биохимиков древесных растений.

Б. П. Колесников и *Ю. А. Терёшин.*

(Получено 20 VII 1965).

Институт биологии
Уральского филиала
Академии наук СССР,
г. Свердловск.

Vol. LI February 1966 № 2

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

V. J. Chastukhin. The macromycetes and its role in the dynamics of plant associations in the course of drainage. I. Macromycetes. (8 textfigures) . . . 161

J. W. G. Lund. The role of the turbulence in the seasonal cycle of some freshwater species of *Melosira* (*Algae*). (6 textfigures) 176

L. I. Prilipko. A tentative agrobotanical map of Azerbaijan. (1 map) 188

L. A. Ignatiyeva. The sward productivity in the wood coenoses of the River Ob Area. (2 textfigures) 196

N. D. Agapova. Cytotaxonomic studies of certain Caucasian species of *Ornithogalum* L. belonging to the section *Ornithogalum*. (1 map, 4 plates) 210

A. P. Steshenko. On the germinating capacity of the seeds of the Polar Urals-plants. (7 textfigures) 221

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 234

E. A. Vostokova and **D. D. Vyshivkin.** The use of perforated cards with marginal perforation for compiling card-indexes of geobotanical descriptions for indicational purposes. (1 textfigure). (234).

REPORTS 240

L. A. Kuprianova. The pollen analysis of the Quaternary deposits of the Central Ferghana in connection with the archaeological investigations. (1 textfigure, 1 plate). (240). — **L. A. Alioshina.** Palynological evidence contributing to the taxonomy of the tribe *Fevilleae* Pax (*Cucurbitaceae* Juss.). (3 plates). (244). — **M. P. Doludenko.** New species of the genus *Pagiophyllum* from the Jurassic of the south of the U. S. S. R. (2 plates). (250). — **I. N. Yelagin.** Ecologo-phenological characterization of the *Betula exilis* Sukacz. associations in the mountains of Kamchatka. (1 textfigure). (253). **V. E. Voskanian.** On some biological characteristics of the plants from the upper part of the Alpine belt of Mt. Aragatz. (4 textfigures). (257). — **V. N. Pavlov.** Characteristic features of the flood-plain woods along the river Pskem. (265). — **V. V. Vinogradov.** The reeds (*Phragmites* spp.) of the Akh-Ghelj lakes, their productivity and their significance for nutria breeding. (2 textfigures). (269). — **G. M. Zozulin.** The experience of introduction of oak, by direct seeding, into various plant communities of the Forest-Steppe Subzone. (273). — **M. M. Ignatenko.** The «flowering» of *Pinus sibirica* Mayr at an early age. (277). — **I. G. Zubkova.** The leaf epidermis in *Vitaceae* and its taxonomic significance. (7 textfigures). (278). — **Z. V. Nikolayeva.** The development of the female gametophyte, seed and fruit in ashes (*Fraxinus* spp.). (7 textfigures). (283). — **G. U. Denbnovetzky.** On the *Dothichiza* necrosis of poplars (*Populus* spp.) and its causal organism *Dothichiza populea* Sacc. et Briard. (291).

SURVEY OF LITERATURE 293

V. N. Makarevich. Dutch methods of surveying the abundance of species (after De Fries) in comparison with the other methods of estimating the proportion of different species in meadow swards. (2 textfigures). (293).

PERSONALIA 305

A. P. Jouse and **A. I. Proshkina-Lavrenko.** On the scientific work of R. W. Kolbe. (305).

CHRONICLE 307

B. P. Kolesnikov and **U. A. Terioshin.** The second Uralian Conference ecology and physiology of arboreous plants held in Ufa on March 18—20, 1965. (307).

1 р. 50 к.

Б.ВУЗОВСКИЙ ПЕР.
Д.1 КВ.7
ТЮРЕМНОВУ С.Н
1.12 БОТАН

Индекс
70058.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. Я. Частухин. Макромицеты и их роль в динамике растительности при осушении. (С 8 рис.) 161

Д. В. Лунд. Значение турбулентности воды в периодичности развития некоторых пресноводных видов рода *Melosira* (*Algae*). (С 6 рис.) 176

Л. И. Прилипко. Опыт составления агроботанической карты Азербайджана. (С 1 картой) 188

Л. А. Игнатьева. Продуктивность травостоя лесных ценозов Приобья. (С 2 рис.) 196

Н. Д. Агапова. Цитосистематическое исследование некоторых кавказских видов секции *Ornithogalum* рода *Ornithogalum* L. (С 1 картой и 4 табл. рис.) 210

А. П. Степенко. О всхожести семян растений Полярного Урала. (С 7 рис.) . 221

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 234

Е. А. Востокова и Д. Д. Выщивкин. Применение перфокарт с краевой перфорацией при составлении картотек геоботанических описаний для индикационных целей. (С 1 рис.). (234).

СООБЩЕНИЯ 240

Л. А. Куприянова. Пыльцевой анализ четвертичных отложений центральной Ферганы в связи с археологическими исследованиями. (С 1 рис. и 1 табл. рис.). (240). — **Л. А. Алешина.** Палинологические данные к систематике трибы *Fevilleae* Pax семейства Тыквенных *Cucurbitaceae* Juss. (С 3 табл. рис.). (244). — **М. П. Долуденко.** Новые виды рода *Pagiophyllum* из юры юга СССР. (С 2 табл. рис.). (250). — **И. Н. Елагин.** Эколого-фенологическая характеристика зарослей *Betula exilis* Sukacz. в горах Камчатки. (С 1 рис.). (253). — **В. Е. Восканян.** О некоторых биологических особенностях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац. (С 4 рис.). (257). — **В. Н. Павлов.** Особенности пойменных лесов реки Пскем. (265). — **В. В. Виноградов.** Тростники озер Ах-Гель, их производительность и значение для разведения нутрии. (С 2 рис.). (269). — **Г. М. Зозулин.** Опыт посева дуба в разных растительных сообществах лесостепной подзоны. (273). — **М. М. Игнатенко.** «Цветение» *Pinus sibirica* Mayr в раннем возрасте. (277). — **И. Г. Зубкова.** Эпидерма листа *Vitaceae* и ее систематическое значение. (С 7 рис.). (278). — **З. В. Николаева.** Развитие женского гаметофита, семени и плода у ясеней *Fraxinus*. (С 7 рис.). (283). — **Г. Ю. Денбновецкий.** О дотихицевом некрозе тополей и его возбудителе. (291).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 293

В. Н. Макаревич. Голландские методы учета обилия видов по Де Фрису в сравнении с другими методами определения участия видов в луговых травостоях. (С 2 рис.). (293).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 305

А. П. Жузе и А. И. Прошкина-Лавренко. О научной деятельности Р. В. Кольбе. (305).

ХРОНИКА 307

Б. П. Колесников и Ю. А. Терёшин. Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений (г. Уфа, 18—20 марта 1965 г.). (307).

Подписано к печати 7/II-1966 г. М-27543. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$. Бум. л. $4^{13}/_{16}$. Печ. л. $9^{1}/_{4}$ + + 3 вкл. ($^{3}/_{8}$ печ. л.) Усл. печ. л. = 13,47. Уч.-изд. л. 16,06. Тип. зак. 618. Тираж 2850.

1-я тип. изд-ва «Наука». Ленинград, В-34 9 линия, д. 12.